

BERICHTE  
aus dem  
**INSTITUT FÜR MEERESKUNDE**  
an der  
**CHRISTIAN-ALBRECHTS-UNIVERSITÄT · KIEL**

**Nr. 252**

1994

DOI 10.3289/IFM\_BER\_252

**Respiration von *Gobiusculus flavescens*  
und *Pomatoschistus minutus* bei  
spontaner Schwimmaktivität**

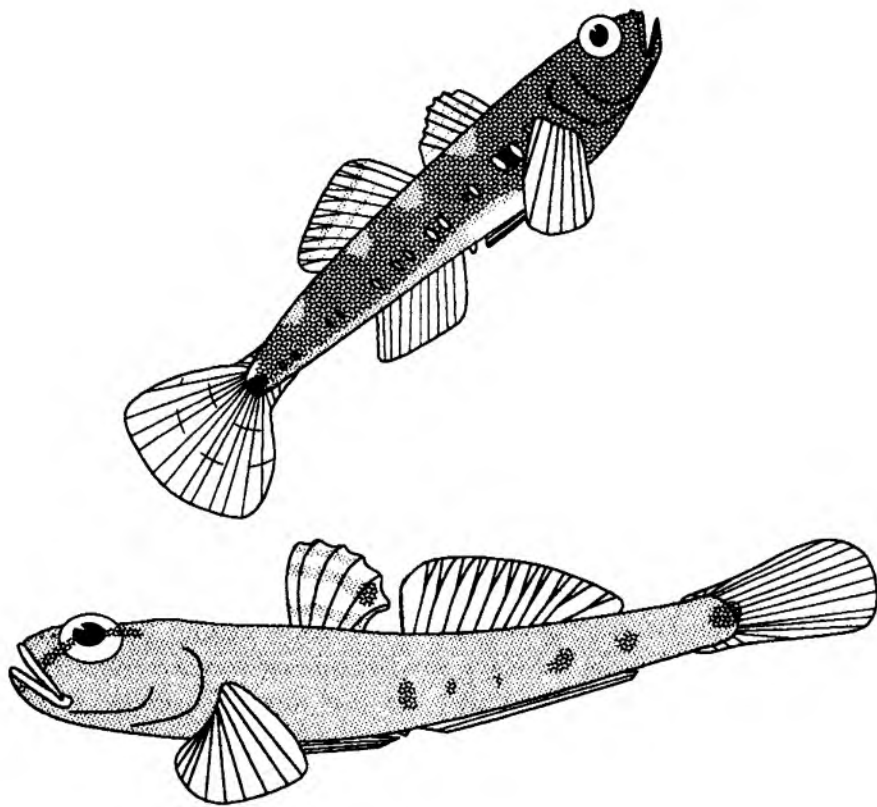
von

**Helmut Thetmeyer**

Kopien dieser Arbeit können bezogen werden:  
Institut für Meereskunde an der Universität Kiel  
Abteilung Fischereibiologie  
Düsternbrooker Weg 20  
D-24105 Kiel

**ISSN 0341 - 8561**

Diese Arbeit wurde von der Mathematisch-  
Naturwissenschaftlichen Fakultät der  
Universität Kiel als Dissertation angenommen.



**However, swimming speed, the dominant parameter in the energy budget of linear forward motion of fish, may be a rather unimportant factor in the energy budget of spontaneous activity which consists mainly of turnings, accelerations, brakings and other abrupt changes of movements.**

**(FORSTNER & WIESER 1990)**

## Dank

Für die Betreuung meiner Doktorarbeit danke ich Herrn Prof. Dr. U. KILS. Seine Dissertation über „Schwimmverhalten, Schwimmleistung und Energiebilanz des antarktischen Krills, *Euphausia superba*“ gab mir die Anregung zu dem Thema dieser Arbeit. Herr Prof. Dr. G. Hempel und Herr Prof. Dr. U. KILS haben mir durch ihre Unterstützung bei der Beantragung eines Stipendiums geholfen, unmittelbar nach meiner Zivildienstzeit bei „Schutzstation Wattenmeer“ meine akademische Ausbildung fortsetzen zu können.

Bei Herrn Prof. Dr. D. Schnack bedanke ich mich für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes in der fischereibiologischen Abteilung des Instituts für Meereskunde in Kiel und für sein Interesse an dieser Arbeit. Allen Mitarbeitern der Abteilung danke ich für die freundliche Arbeitsatmosphäre und die Hilfsbereitschaft, die mir entgegengebracht wurde.

Für Anregungen und konstruktive Kritik zu den Textvorlagen danke ich Herrn U. FIEDLER, Herrn P. FISCHER (Univ. Konstanz), Herrn Dr. J. KINZER (Aquarium Kiel), Herrn C. P. KLINGENBERG (University of Alberta), Frau K. GOERGENS, Frau K. RADEMACHER, Herrn Professor Dr. D. SCHNACK und nicht zuletzt Herrn Dr. U. WALLER, der trotz seines engen Terminplans darüber hinaus immer wieder bereit war, physiologische Fragen mit mir zu diskutieren. Bei Herrn Priv. Doz. Dr. R. BLICKHAN (Universität des Saarlandes) möchte ich mich für die Durchsicht des Abschnitts 4.5 und für seine Anregungen zu den hydrodynamischen Aspekten dieser Arbeit herzlich bedanken.

Mein Dank gilt Herrn W. ROOCK und Herrn R. LINK für die Hilfe bei der technischen Realisierung des Versuchsaufbaus, Herrn H. SCHRAMM und Herrn K. MELLER von der Forschungsbarkasse „Sagitta“ für die Unterstützung beim Fang der Sandgrundeln und Herrn E. GLAPA für Tips zur Erbrütung von *Artemia*-Nauplien. Herr Dr. G. SCHMAHL (Ruhr-Univ. Bochum) hat mir durch Zusendung eines von ihm erprobten Medikaments maßgeblich geholfen, die Fische von Ektoparasiten zu befreien.

Den Mitarbeiterinnen der Bibliothek des IfM danke ich für die schnelle Beschaffung von Literatur auf dem „kurzen Dienstweg“. Oft genügte auch eine Nachfrage bei Herrn Prof. Dr. H. ROSENTHAL oder bei Herrn Dr. U. WALLER, um Artikel zu bekommen, die nicht offiziell in Kiel verfügbar waren. Die Bibliothek der *Pacific Biological Station* in Nanaimo B.C. half mir durch die direkte Zusendung von Veröffentlichungen des bedauerlicherweise verstorbenen Prof. Dr. J. R. BRETT. *Hjærtlig hilser* an Frau P. M. Råke für die Übersetzung einer norwegischen *hovedfagsoppgave*.

Ein ganz besonderer Dank gilt meinen Eltern, die mir das Studium der Biologie ermöglichten, und die mich trotz der immer kritischer werdenden Situation am Arbeitsmarkt darin bestärkten, meinen Interessen und Neigungen nachzugehen.

Diese Dissertation wurde mit einem Promotionsstipendium des Landes Schleswig-Holstein gefördert.

# Inhaltsverzeichnis

<b>Symbole</b>	<b>vii</b>
<b>Kurzfassung/Abstract</b>	<b>1</b>
<b>1 Einleitung</b>	<b>2</b>
<b>2 Material und Methode</b>	<b>6</b>
2.1 Versuchsfische . . . . .	6
2.1.1 Fang und Hälterung . . . . .	6
2.1.2 Länge, Gewicht und Konditionsfaktor der Versuchsfische . . .	6
2.2 Messung von Respiration und Schwimmaktivität . . . . .	7
2.2.1 Aufbau und Funktion der Meßapparatur . . . . .	7
2.2.2 Versuchsdurchführung . . . . .	14
2.2.3 Auswertung . . . . .	15
2.3 Morphometrische Messungen . . . . .	21
<b>3 Ergebnisse</b>	<b>23</b>
3.1 Schwimmverhalten . . . . .	23
3.2 Schwimmaktivität und Respiration . . . . .	24
3.3 Freßaktivität . . . . .	39
3.4 Morphometrische Messungen . . . . .	41
<b>4 Diskussion</b>	<b>50</b>
4.1 Einfluß der Versuchsbedingungen . . . . .	50
4.2 Aktivitätsrhythmus . . . . .	55
4.3 Standardmetabolismus . . . . .	59
4.4 Morphologische Voraussetzungen . . . . .	63
4.5 Die energetischen Kosten für das Leben im Pelagial . . . . .	68
4.6 Der Stoffwechsel während des Fressens . . . . .	73
4.7 Ausblick . . . . .	77
<b>5 Zusammenfassung/Summary</b>	<b>79</b>

<b>6</b>	<b>Addendum</b>	<b>83</b>
6.1	Plausibilität der Beziehungen zwischen Aktivität und Respiration . .	83
6.2	Vergleichbarkeit der Versuchsbedingungen . . . . .	84
6.3	Normierung der Respirationsdaten . . . . .	85
<b>7</b>	<b>Literatur</b>	<b>88</b>

# Symbole

$A_w$	benetzte Fläche
$c_{O_2}$	Sauerstoffkonzentration
$c_{O_2}^0$	Standardkonzentration des in Wasser gelösten Sauerstoffs
$C$	Widerstandskoeffizient
$DZ_1$	erstes Dezil
$DZ_9$	neuntes Dezil
$\Delta_c H'_{O_2}$	oxykalisches Äquivalent bei pH 7
$E$	Beleuchtungsstärke
$\eta_m$	Leistungseffizienz der Muskulatur
$\eta_p$	Leistungseffizienz des Brustflossenschwimmens
$\eta_{gesamt}$	Gesamteffizienz des Antriebs ( $\eta_m \times \eta_p$ )
$H_0$	Nullhypothese
$I_{80}$	Interdezilbereich
$k$	Exponent der Beziehung zwischen Gewicht und Respiration ( $\dot{Q} = AW^k$ )
$K$	FULTON'scher Konditionsfaktor
$\bar{K}$	mittlerer Konditionsfaktor
$l$	Länge
$\lambda$	Wellenlänge
LD	Licht-Dunkel-Rhythmus in Stunden
$m$	Masse
$n$	Anzahl, Stichprobenumfang
$\dot{n}_{O_2}$	spezifische Respiration ( $O_2$ -Verbrauch pro Zeit und Gewicht)
$\dot{N}_{O_2}$	Sauerstoffverbrauch
$\dot{N}_{O_2}^0$	Referenzwert des Sauerstoffverbrauchs
$\nu$	kinematische Viskosität
$p$	Druck
$p_{H_2O}$	Wasserdampfdruck
$P$	nominelles Signifikanzniveau
$\phi$	prozentuale Sättigung
$\hat{\phi}$	geschätzte Sättigung
$\phi_A$	prozentuale Luftsättigung
$\dot{q}$	spezifischer Energieumsatz ( $\dot{Q}/m$ )
$\dot{Q}$	Energieumsatz
$r^2$	Bestimmtheitsmaß
$R$	Reynoldszahl
$\rho_f$	spezifische Dichte eines Fisches mit intakter Schwimmblase
$\rho_f'$	spezifische Dichte eines Fisches nach Entleerung der Schwimmblase
$\rho_w$	spezifische Dichte des Seewassers
$S$	Salzgehalt in <i>practical salinity units</i> , psu
$\sigma$	$\rho_w [kg \cdot m^{-3}] - 1000$
$SD_n$	Standardabweichung der Grundgesamtheit
$SD_{n-1}$	Standardabweichung der Stichprobe
$SE$	Standardfehler
$SF$	Sinkfaktor
$SL$	Standardlänge
$t$	Zeit

$\hat{t}$	Prüfgröße des $t$ -Tests
$t_{n,\alpha}$	Signifikanzschranke der Studentverteilung bei einem Stichprobenumfang $n$ und einer Irrtumswahrscheinlichkeit $\alpha$
$T$	Temperatur in °C
$T_{\text{abs}}$	absolute Temperatur in Kelvin
$\tau$	spektraler Transmissionsgrad
$TL$	Totallänge
$\overline{TL}$	mittlere Totallänge
$v$	Geschwindigkeit
$V_f$	Volumen eines Fisches mit intakter Schwimmblase
$V'_f$	Volumen eines Fisches nach Entleerung der Schwimmblase
$V_s$	Schwimmblasenvolumen
$V_{\text{sys}}$	Volumen des Systems (Kammer, Schläuche, Durchflußzelle der Sonde)
$W$	Gewicht
$W_{\text{ash}}$	Aschegewicht
$W_d$	Trockengewicht
$W_u$	Unterwassergewicht mit intakter Schwimmblase
$W'_u$	Unterwassergewicht nach Entleerung der Schwimmblase
$W_w$	Naßgewicht
$\bar{W}_w$	mittleres Naßgewicht
$\bar{z}$	arithmetischer Mittelwert
$z_\alpha$	Signifikanzschranke der Standardnormalverteilung bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit $\alpha$
$\hat{z}$	Prüfgröße zum Vergleich zweier Regressionkoeffizienten bei ungleichen Restvarianzen

**Anmerkung:** In der vorliegenden Arbeit werden vorwiegend SI-Einheiten verwendet. Im Einklang mit dem Großteil der biologischen Literatur wurde jedoch darauf verzichtet, Gewichte konsequent mit Krafteinheiten (Newton) statt Masseinheiten (Kilogramm) zu beziffern. Eine Alternative könnte sein, Begriffe wie „Naßmasse“ oder „Fischmasse“ zu verwenden, was mir jedoch zu ungewohnt erschien. Die physikalischen Puristen mögen mir verzeihen. Von den von der IUPAC (1970) empfohlenen Regeln zur Terminologie für physikochemische Größen wurde abgewichen, wenn es sich um fest etablierte Symbole handelte (z.B. bei  $SL$  für Standardlänge). Bei Angaben zur spezifischen Respiration wurden die Masseinheiten mit einem Index versehen ( $g_d$  bzw.  $g_w$ ), der angibt, ob sich die Werte auf Trocken- oder Naßgewicht beziehen.



# Respiration von *Gobiusculus flavescens* und *Pomatoschistus minutus* bei spontaner Schwimmaktivität

Helmut Thetmeyer

Institut für Meereskunde, Abteilung Fischereibiologie  
Düsternbrooker Weg 20  
D-24105 Kiel

Thetmeyer, H.; 1994: Respiration von *Gobiusculus flavescens* und *Pomatoschistus minutus* bei spontaner Schwimmaktivität. Ber. Inst. Meereskd. Christian-Albrechts-Univ. Kiel 252, viii, 106 p.

**Kurzfassung:** Die Respirationsrate zweier Grundelarten wurde mit einem einfachen, auch *in situ* quantifizierbaren Aktivitätskriterium („schwimmen“ oder „nicht schwimmen“) korreliert. Die Arbeit soll als Grundlage zur Abschätzung des Energiebedarfs freilebender Grundeln dienen. In Laborexperimenten zeigten Schwimmgrundeln (*Gobiusculus flavescens*) die größte Schwimmaktivität am Tag, mit einem Maximum bei Tagesanbruch. Dagegen waren Sandgrundeln (*Pomatoschistus minutus*) vorwiegend nachtaktiv. Durch eine spezifisch dichtere Körperzusammensetzung und ein kleineres Schwimmblasenvolumen war *P. minutus* unter Wasser etwa doppelt so schwer wie *G. flavescens*. Trotzdem war zwischen den Arten kein signifikanter Unterschied im Energiebedarf für spontane Schwimmaktivität feststellbar. Beide Arten verbrauchten beim Schwimmen doppelt soviel Sauerstoff wie am Boden. Beim Fressen von *Artemia*-Nauplien stieg die Respirationsrate der planktivoren Schwimmgrundeln auf ca. das 3fache des Standardstoffwechsels an. Gobiiden schwimmen hauptsächlich mit den Pectoralflossen (*labriform*). Zwischen den untersuchten Arten unterschieden sich die Flächen der *Pectoralia* nicht signifikant. Die Caudalflosse wird für rasche Bewegungen (Angriff, Flucht) eingesetzt. Bei *G. flavescens* nahm die Fläche der Schwanzflosse stärker mit der Körperlänge zu als bei *P. minutus*. Bei einer Totallänge von 45 mm hatten Schwimmgrundeln eine um fast 1/5 größere Schwanzflosse als Sandgrundeln.

**Respiration of *Gobiusculus flavescens* and *Pomatoschistus minutus* during spontaneous swimming activity (abstract):** The respiration rate of two gobiid species was correlated with a simple activity parameter (“swimming” or “not swimming”) which can also be quantified *in situ*. The study is intended to give a base for estimating the energy demand of free-living gobies. In laboratory experiments, swimming activity of two-spotted gobies (*Gobiusculus flavescens*) was highest during daytime, with a peak at dawn. In contrast, sand gobies (*Pomatoschistus minutus*) were most active during the night. Due to a lower specific density of the body tissues and a smaller volume of the swimbladder, underwater weight of *P. minutus* was twice as high as that of *G. flavescens*. Nevertheless, no significant difference in energy demand could be found between the species. In both species, swimming fish consumed twice as much oxygen as those resting on the ground. During feeding on *Artemia* nauplii, the respiration rate of the planktivorous two-spotted goby increased to about three times standard metabolism. Gobies predominantly swim with their pectoral fins (*labriform swimming*). Between the two species, there was no significant difference in the area of the *pectoralia*. The caudal fin is used for fast-starts (attack, evasion). The increase of the caudal fin area as function of body length was higher in *G. flavescens* than in *P. minutus*. At a total length of 45 mm, the area of the caudal fin was nearly 1/5 bigger in two-spotted goby than in sand goby.

# 1 Einleitung

Inspiziert von energetischen Untersuchungen an Dampfmaschinen und Verbrennungsmotoren, entwickelte sich in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts ein zunehmendes Interesse für den Energiehaushalt von Mensch und Tier (KLEIBER 1961). Die kombinierte Messung von Lokomotion und Energieverbrauch führte zu aufschlußreichen Erkenntnissen über die Energetik des Laufens, Fliegens und Schwimmens (TUCKER 1970, SCHMIDT-NIELSEN 1972). Zum Energieverbrauch beim Schwimmen liegen heute eine Fülle von Untersuchungen vor (z.B. GRAY 1933 1936, FRY 1957, BASU 1959, WOHLSCLAG & JULIANO 1959, BRETT 1964 1965, BRETT & SUTHERLAND 1965, SMIT 1965, RAO 1968, FARMER & BEAMISH 1969, BEAMISH 1970, LIGHTHILL 1970, SMIT *et al.* 1971, DUTHIE 1982, OEHME & BANNASCH 1989, KAUFMANN 1990, CULIK & WILSON 1991). Die meisten Autoren beschäftigten sich mit stromlinienförmigen Fischen, Wasservögeln und Meeressäugern.

In einigen Fällen ist es gelungen, Schwimmgeschwindigkeiten auch *in situ* zu bestimmen (z.B. JOHNSON & GROOT 1963, GROOT & WILEY 1965, FELDMETH & JENKINS 1973, KILS 1986, SCHULZE *et al.* 1992). Die in Laborexperimenten gewonnenen Erkenntnisse über die Beziehung zwischen Schwimmgeschwindigkeit und Energieverbrauch können dann zur Abschätzung des Energiebedarfs freilebender Tiere verwendet werden. Stoffwechseldaten, die primär von physiologischem Interesse waren, bekommen dadurch eine ökologische Bedeutung. Sie können z.B. für die Entwicklung und Überprüfung bioenergetischer Modelle genutzt werden (IVLEV 1960, KERR 1971 1982, WARE 1975, KITCHELL *et al.* 1977, SOOFIANI & HAWKINS 1985, WEATHERLEY & GILL 1987, BOISCLAIR & LEGGET 1989). Voraussetzung ist allerdings, daß sich die zu untersuchenden Arten kontinuierlich fortbewegen. Im Labor können die meisten Fischarten mit elektrischen und mechanischen Reizen oder unter Ausnutzung von optomotorischen und rheotaktischen Reaktionen zu kontinuierlichem Schwimmen veranlaßt werden. Dagegen kann die Aktivität freilebender Fische selten mit einer konstanten Schwimmgeschwindigkeit beschrieben werden: Das natürliche Aktivitätsmuster der meisten Arten ist durch häufige Veränderungen des linearen und angularen Momentums gekennzeichnet (z.B. WESTERNHAGEN & ROSENTHAL 1979, SOOFIANI & HAWKINS 1985, O'BRIEN *et al.* 1986, FORSTNER & WIESER 1990, COUGHLIN *et al.* 1992). Die Verwendung von Geschwindigkeits-Respirations-Beziehungen, wie sie z.B. mit einem Strömungsrespirometer gewonnen werden, können deshalb zu einer beträchtlichen Unterschätzung des Energieverbrauchs unter natürlichen Bedingungen führen (WEBB 1991, BOISCLAIR & TANG 1993).

Aus Mangel an geeigneten Basisdaten, muß der Metabolismus freilebender Fische oft mit groben Daumenregeln abgeschätzt werden. WINBERG (1956) schlägt vor, als Anhaltswert etwa das Doppelte des Standardstoffwechsels<sup>1</sup> einzusetzen. Für arktische Bodenfische nimmt v. DORRIEN (1993) aufgrund der trägen Lebensweise

---

<sup>1</sup>In der englischen Übersetzung ist vom 2fachen des Routinestoffwechsels (russisch „obychnyy obmen“) die Rede, gemeint ist damit aber ein Stoffwechsellniveau, das dicht über dem Standardmetabolismus liegt („... from subjects that were relatively quiet or almost motionless“).

ein Faktor von 1.5 an. WARE (1975) ist der Meinung, daß für junge Fische eher ein Faktor 3 adäquat ist, schränkt aber ein, daß ein konstanter Faktor den variablen Bedingungen in der Natur nicht gerecht wird. Es werden deshalb Untersuchungen zum Metabolismus von Fischen bei spontaner (freiwilliger) Schwimmaktivität benötigt (WIESER 1985, WALLER 1992). BEAMISH & MOOKHERJII (1964) bezeichnen den  $O_2$ -Verbrauch von Fischen, die nur spontane Bewegungen durchführen, als „Routinestoffwechsel“. Er liegt zwischen den Extremen „Standardstoffwechsel“ und „Aktivitätsstoffwechsel“. Da nicht vorausgesetzt werden kann, daß Fische im Labor die gleiche Aktivität zeigen wie freilebende Tiere, sind Messungen des Routinestoffwechsels nicht unbedingt auf die Natur übertragbar (WEBB 1975). Werden die Experimente jedoch durch Verhaltensbeobachtungen begleitet, ist es möglich, die gemessenen Stoffwechselraten entsprechenden Aktivitätsniveaus freilebender Tiere zuzuordnen. Die parallele Messung von Respiration und Aktivität wird vielfach angewendet, um den Standardstoffwechsel durch Extrapolation der Regressionsgeraden berechnen zu können (SPOOR 1946). Für diesen Zweck sind relative Messungen, wie das Zählen der Unterbrechungen von Lichtschranken oder die Registrierung von Turbulenzen, ausreichend. Relative Aktivitätsparameter haben den Vorteil, daß sie sich leicht automatisieren lassen (ATKINSON *et al.* 1974), sind aber nur schwer auf die Natur übertragbar.

Benötigt wird eine Meßgröße, die sowohl im Labor als auch *in situ* (z.B. mit UW-Video- oder SCUBA-Technik) zur Quantifizierung der Aktivität herangezogen werden kann (BRETT 1970 1972). In der Humanphysiologie ist lange bekannt, daß verschiedene Tätigkeiten (z.B. Wandern, Radfahren oder Schwimmen) mit einem bestimmten Energiebedarf verbunden sind. Der Arzt nutzt solche Zusammenhänge bei der Erstellung eines Diätplans, indem er den Beruf und die Hobbies seines Patienten berücksichtigt. In der Zoophysiologie könnte man analog vorgehen und den Energieverbrauch bestimmen, der mit verschiedenen Verhaltensweisen der Versuchstiere korreliert ist (BRETT 1972). Der Ökologe hätte dann eine geeignete Grundlage zur Abschätzung des Energiebedarfs freilebender Tiere. Bei vielen Fischarten wechseln sich lokomotorisch inaktive Phasen am Grund mit Ausflügen ins Pelagial ab. In diesem Fall ist das einfachste Aktivitätskriterium „schwimmen“ oder „nicht schwimmen“. Die Verwendung dieses Aktivitätskriteriums ist besonders dann erfolgversprechend, wenn in Verbindung mit dem Schwimmen nur kleine Ortsveränderungen verbunden sind. Der Extremfall ist das Schwimmen auf der Stelle, was im Englischen als „*hovering*“ bezeichnet wird.

Für Insekten (z.B. WEIS-FOGH 1972 1973), Vögel (z.B. WEIS-FOGH 1972, HAINSWORTH & WOLF 1972), Fledermäuse (z.B. NORBERG 1970 1976) sowie für technische Fluggeräte (z.B. BRAMWELL 1976) gibt es zahlreiche Untersuchungen zum „Fliegen auf der Stelle“. Dem „Schwimmen auf der Stelle“ wurde vergleichsweise wenig Beachtung geschenkt. BLAKE (1979a,b) analysierte mit einem hydrodynamischen Versuchsansatz die Energetik des *hovering* an *Synchiropus picturatus*, einem tropischen Callionymidae mit sehr hoher spezifischer Dichte. KILS (1981), der die Energetik des Schwimmens am Antarktischen Krill (*Euphausia superba*) untersuchte, prägte den Ausdruck „The energy expenditure of the pelagic way of life“. KILS berechnete die Kosten für das pelagische Leben sowohl aus theoretischen Überlegungen

zum Unterwassergewicht und zur Sinkgeschwindigkeit des Krills als auch aus dem Vergleich des  $O_2$ -Bedarfs schwimmender und auf dem Boden laufender Sandgarnelen (*Crangon crangon*). Im Gegensatz zum hydrodynamischen Ansatz beschränkt sich die empirische Vorgehensweise nicht auf den Energiebedarf zur Kompensation des Abtriebs. In Respirationsexperimenten werden unter anderem auch Automatismen zur Aufrechterhaltung der Raumlage, spontane Bewegungen und der Energiebedarf der Versorgungssysteme (Blutzirkulation, Ventilation) integrativ erfaßt.

In der vorliegenden Arbeit wurde der Energiebedarf für das Schwimmen an zwei heimischen Grundelarten untersucht. Die Gobiiden sind außerordentlich häufige, meist sogar die dominierenden Kleinfische unserer Küstengewässern (DUNCKER 1928, HASS 1936, MUUS 1967, FONDS 1973, HESTHAGEN 1977, JANSSON *et al.* 1985, THORMAN & WIEDERHOLM 1986, ZANDER 1979). Aufgrund ihrer hohen Biomasse und ihrer kurzen Reproduktionszyklen sind Grundeln bedeutende Sekundärkonsumenten (SCHMIDT-MOSER & WESTPHAL 1981, ZANDER & HARTWIG 1982, ZANDER & HAGEMANN 1987, ZANDER 1988), limitieren aber vermutlich nicht die Biomasse der Benthoslebensgemeinschaften und haben keinen merklichen Einfluß auf deren Artenzusammensetzung (REISE 1979, BERGE & HESTHAGEN 1981, JAQUET & RAFFAELLI 1989, AARNIO *et al.* 1991, AARNIO & BONSDORFF 1993).

Für zahlreiche Fische, Seevögel und Meeressäuger sind Gobiiden zeitweise die wichtigsten Beutetiere (BRACKEN & KENNEDY 1967, LOHMEYER & HEMPEL 1977, BLAKE 1983, CRAWFORD *et al.* 1985, LICK 1991). Insbesondere die annuellen Gobiiden bilden durch ihre hohe Produktivität in den Flachwasserzonen — der Kinderstube vieler Fischarten — ein wichtiges Bindeglied zwischen den Primärkonsumenten und den höheren Trophiestufen. Als Zwischenwirte von Parasiten haben Grundeln darüber hinaus eine epidemiologische Bedeutung (CLARIDGE *et al.* 1985, MÖLLER & ANDERS 1986, HAMERLYNCK *et al.* 1989, ZANDER & WESTPHAL 1991).

Grundeln gelten im allgemeinen als demersale Fische (z.B. BOPP 1957). Innerhalb der Gobiiden finden sich jedoch alle Übergänge zwischen typischen Bodenfischen und rein nektonischen Arten<sup>2</sup> (HERALD 1961, MUUS & DAHLSTRÖM 1978, WHEELER 1978, MILLER 1991). Als demersal werden z.B. die Schwarzgrundel (*Gobius niger*) und die *Pomatoschistus*-Arten eingestuft. Die Kristallgrundel (*Crystallogobius nilssonii*) und die Glasgrundel (*Aphia minuta*) werden dem Pelagial zugeordnet.

Eine Zwischenstellung nimmt die Schwimmgrundel (*Gobiusculus flavescens*) ein, die als Versuchstier ausgewählt wurde (GUITEL 1895, MUUS & DAHLSTRÖM 1978, WHEELER 1978, MILLER 1991, WILKINS & MYERS 1992). Je nach Betrachtungsweise wird *G. flavescens* als semipelagisch oder semihyperbenthisch bezeichnet. Die im Flachwasser der Westlichen Ostsee häufig in kleinen Schwärmen anzutreffenden Gobiiden ernähren sich vorwiegend von Copepoden (MCGRATH 1974, BERG 1979, COLLINS 1981, GORDON 1983, COSTELLO *et al.* 1990, ZANDER 1991). GORDON

<sup>2</sup>Da allein in europäischen Süßgewässern mindestens 19 Gobiiden-Arten vorkommen (FIEDLER 1991), ist der deutsche Name „Meergrundeln“ in zweierlei Hinsicht irreführend.

(1983) und COSTELLO *et al.* (1990) wiesen bei der Schwimmgrundel einen diurnalen<sup>3</sup> Rhythmus der Schwimmaktivität nach.

Zum Vergleich wurde die Sandgrundel (*Pomatoschistus minutus*) herangezogen, die als Vertreter der überwiegend demersal (epibenthisch) lebenden Gobiiden gilt (z.B. KINZER 1960, MUUS & DAHLSTRÖM 1978, WHEELER 1978, MILLER 1991, WILKINS & MYERS 1992). Entsprechend ihrer stärker an das Substrat gebundenen Lebensweise finden sich in der Nahrung der Sandgrundel häufiger Amphipoden, Mysidaceen, Isopoden, Polychaeten und Muscheln (HESTHAGEN 1977, MORAWSKI 1978, ZANDER 1991 und andere). Über den Aktivitätsrhythmus von *P. minutus* gibt es in der Literatur gegensätzliche Angaben (HESTHAGEN 1971, FONDS & VELDHUIS 1973, RUMOHR 1979, GIBSON & HESTHAGEN 1981, BERGE *et al.* 1983, WESTIN & ANEER 1987, WIEDERHOLM 1987, MAGNHAGEN 1988).

Ziel dieser Arbeit war, den Energiebedarf von schwimmenden und ruhenden Schwimm- und Sandgrundeln zu bestimmen. Dazu wurde unter Ausnutzung von tageszeitlichen Unterschieden in der Schwimmaktivität die Beziehung zwischen dem Anteil schwimmender Fische und deren O<sub>2</sub>-Verbrauch ermittelt. In der Natur ist bei planktophagen Fischen das Schwimmen häufig mit der Nahrungsaufnahme verbunden. Um zu überprüfen, welchen Einfluß die Freßaktivität auf den Metabolismus hat, wurden die Respirationmessungen an *G. flavescens* durch Fütterungsexperimente ergänzt. Anhand morphometrischer Messungen wurde untersucht, ob die ausgewählten Grundelarten Unterschiede in ihrer Anpassung an das pelagische Leben zeigen. Als Kriterien wurden das Schwimmblasenvolumen, das Unterwassergewicht, der Wassergehalt, der Aschegehalt sowie die Flächen der Pectoral- und Caudalflossen ausgewählt.

---

<sup>3</sup>Der Begriff „diurnal“ soll in dieser Arbeit im engeren Sinn in der Bedeutung von „tagaktiv“ als Gegensatz zu „nokturnal“ verstanden werden (gelegentlich wird das Wort als Überbegriff für „Tag- und Nachtaktivität“ verwendet [WOODHEAD 1966]).

## 2 Material und Methode

### 2.1 Versuchsfische

#### 2.1.1 Fang und Hälterung

Die Schwimmgrundeln (*Gobiusculus flavescens*) wurden mit einem Senknetz (150 × 150 cm) in der Kieler Förde (Westliche Ostsee) gefangen. Der Fang der Sandgrundeln (*Pomatoschistus minutus*) erfolgte mit einem Jungfischtrawl, das im Bereich der Eckernförder Bucht von der Forschungsbarkasse „Sagitta“ in 4–8 m Tiefe fünf Minuten pro Hol über Sandgrund geschleppt wurde. Die Maschenweite der Senke betrug 5 mm, das Schleppnetz hatte im Steert eine Maschenweite von 10 mm (jeweils von Knoten zu Knoten gemessen).

Die für die Respirationsexperimente verwendeten Fische wurden in einem belüfteten Becken (Volumen 0.32 m<sup>3</sup>) im Durchfluß bei 15 °C (±1 K) in filtriertem Ostseewasser (Salzgehalt 17–19 psu) gehältert. Der Beckenboden war mit Sand und Klaffmuschelschalen (*Mya arenaria*) bedeckt. *P. minutus* nahm die Muschelschalen als Verstecke an. Die Temperatur, der Salzgehalt und die Beleuchtungsverhältnisse in der Hälterung entsprachen den Bedingungen in den Experimenten. Die Fische konnten sich mindestens eine Woche an die Versuchsbedingungen akklimatisieren. Beide Grundelarten wurden *ad libitum* mit *Artemia*-Nauplien (Great Salt Lake) und Mysidaceen (*Neomysis integer*) gefüttert. Die Sandgrundeln, die im Gegensatz zu den Schwimmgrundeln tote Nahrung vom Boden aufnahmen, erhielten zusätzlich Muschelfleisch (*Mytilus edulis*). 2 Tage vor Beginn der Experimente wurde die Fütterung eingestellt. Bei einigen Grundeln trat ein Befall mit monogenen Trematoden auf<sup>4</sup>, der mit Praziquantel (SCHMAHL 1991) erfolgreich bekämpft wurde. Nach der Behandlung wurden die Experimente eine Woche ausgesetzt.

#### 2.1.2 Länge, Gewicht und Konditionsfaktor der Versuchsfische

Die Messungen von Länge und Gewicht erfolgte jeweils im Anschluß an die Versuche. Der Gewichtsverlust im Verlauf der Respirationsexperimente wurde nicht berücksichtigt. Die angegebenen Gewichte und die davon abgeleiteten Konditionsfaktoren sind deshalb als Minimalwerte zu betrachten. Die **Fischlänge** wird als Totallänge *TL* angegeben, die auf den unteren Millimeter gemessen wurde. Zusätzlich wurde die Standardlänge *SL* bestimmt. Zur Bestimmung des **Naßgewichts**  $W_w$  wurden die Tiere mit Fließpapier getrocknet (dabei wurde auch das Wasser unter den Kiemendeckeln entfernt) und auf 1 mg genau gewogen. Nach Gefrier-trocknung bis zur Gewichtskonstanz wurde das **Trockengewicht**  $W_d$  auf 0.01 mg genau bestimmt. Um die Wasseraufnahme über die Luft gering zu halten, wurden die Fische im Exsikkator transportiert. Bei den drei zuerst gewogenen Fischen wurde am Ende der Meßreihe durch eine zweite Wägung der durch hygroskopische Wasseraufnahme bedingte prozentuale Gewichtszuwachs ermittelt. Für den Zeitraum

<sup>4</sup>Der Befall war daran erkennbar, daß sich die Fische mit ruckartigen Schwimmbewegungen am Substrat scheuerten.

der Wägungen wurde ein linearer Verlauf der Wasseraufnahme angenommen und die Trockengewichte entsprechend ihrer Reihenfolge korrigiert. Der FULTON'sche Konditionsfaktor  $K$  wurde nach

$$K = \frac{W_w [g]}{TL^3 [cm^3]} \cdot 100$$

berechnet. In den Tabellen 1 und 2 sind die Längen, Gewichte und Konditionsfaktoren der Versuchstiere zusammengefaßt.

**Tab. 1:** Totallänge  $TL$ , Naßgewicht  $W_w$ , Trockengewicht  $W_d$  Konditionsfaktor  $K$  sowie Anzahl der ♀♀ und ♂♂ in den Versuchen mit *Gobiusculus flavescens*. Die Schwimmaktivität wurde jeweils in den mit a gekennzeichneten Parallelexperimenten ermittelt.

Exp. Nr.	Datum	$TL$ [cm]		$W_w$ [g]		$W_d$ [g]		$K$		♀	♂
		$\bar{x}$	$SD_n$	$\bar{x}$	$SD_n$	$\bar{x}$	$SD_n$	$\bar{x}$	$SD_n$		
G1a	06.10.-09.10.	3.6	0.3	0.288	0.069	0.0674	0.019	0.61	0.04	9	11
G1b	06.10.-09.10.	3.7	0.3	0.323	0.095	0.0762	0.025	0.60	0.03	7	13
G2a	02.11.-05.11.	4.0	0.2	0.436	0.088	0.1100	0.024	0.69	0.05	7	13
G2b	02.11.-05.11.	3.8	0.2	0.387	0.077	0.0970	0.021	0.68	0.04	12	8
G3a	08.11.-11.11.	3.8	0.3	0.386	0.073	0.0966	0.020	0.70	0.03	9	11
G3b	08.11.-11.11.	3.9	0.2	0.429	0.078	0.1084	0.020	0.71	0.03	12	8

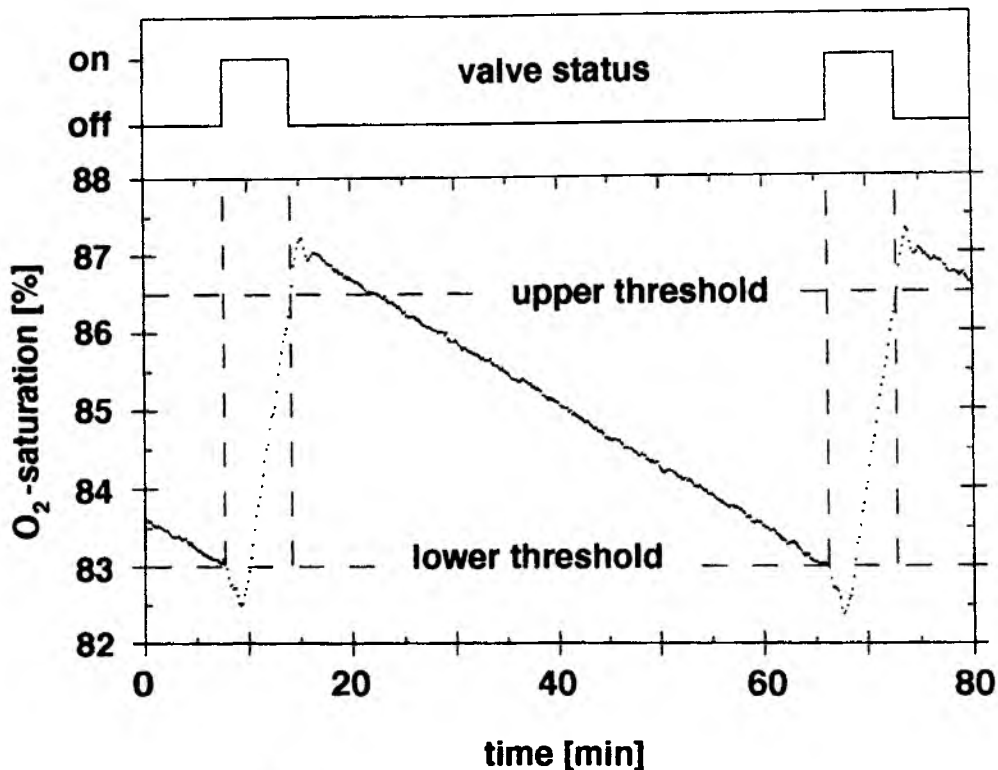
**Tab. 2:** Totallänge  $TL$ , Naßgewicht  $W_w$ , Trockengewicht  $W_d$ , Konditionsfaktor  $K$  sowie Anzahl der ♀♀ und ♂♂ in den Versuchen mit *Pomatoschistus minutus*. Die Schwimmaktivität wurde jeweils in den mit a gekennzeichneten Parallelexperimenten ermittelt.

Exp. Nr.	Datum	$TL$ [cm]		$W_w$ [g]		$W_d$ [g]		$K$		♀	♂
		$\bar{x}$	$SD_n$	$\bar{x}$	$SD_n$	$\bar{x}$	$SD_n$	$\bar{x}$	$SD_n$		
P1a	28.10.-30.10.	4.8	0.3	0.637	0.146	0.1356	0.033	0.58	0.03	3	7
P2a	25.11.-28.11.	4.3	0.3	0.481	0.088	0.1036	0.021	0.58	0.02	6	4
P2b	25.11.-28.11.	3.7	0.4	0.541	0.164	0.1144	0.036	0.58	0.03	3	7
P3a	02.12.-05.12.	4.4	0.3	0.539	0.146	0.1155	0.033	0.60	0.04	4	6
P3b	02.12.-05.12.	4.6	0.3	0.607	0.113	0.1273	0.024	0.61	0.04	5	5

## 2.2 Messung von Respiration und Schwimmaktivität

### 2.2.1 Aufbau und Funktion der Meßapparatur

Die Konstruktion der Meßapparatur basiert auf den Respirometern von KILS (1981) und WALLER (1989, 1992), deren Aufbau bereits in weiteren stoffwechselphysiologischen Arbeiten Anwendung fand (ANTONIOU 1989, RÄKE 1990, FISCHER *et al.* 1990, 1992, REYES *et al.* 1992). Für die Messungen an Grundeln wurde die Apparatur und das Meßprinzip modifiziert.



**Abb. 1:** Meßprinzip: Über ein 80 min Intervall ist das Signal der O<sub>2</sub>-Sonde aufgetragen (Rohdaten aus Experiment Gl<sub>a</sub>, ca. 480 Meßpunkte). Darüber ist der Status des Ventils zur Regelung des Frischwasserzuflusses dargestellt. Bei Erreichen des unteren bzw. oberen Schwellenwerts der O<sub>2</sub>-Sättigung wurde das Ventil geöffnet bzw. geschlossen.

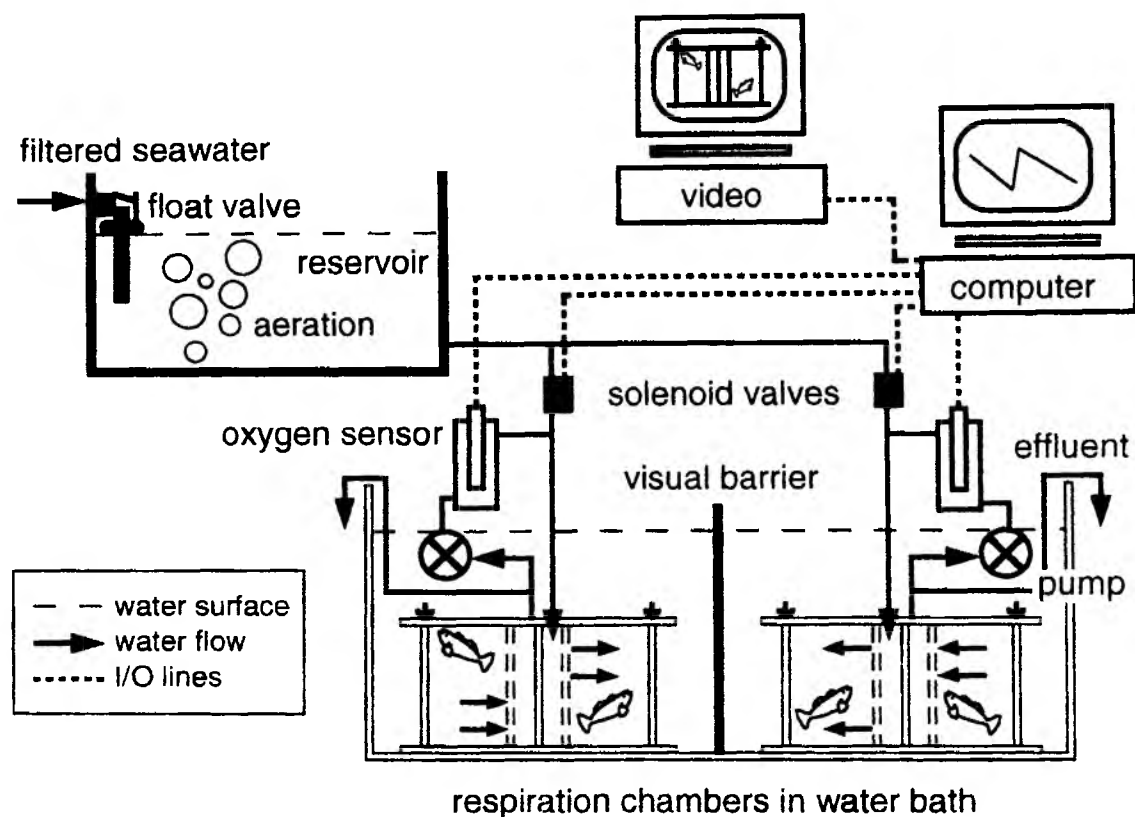
Die Respirationmessungen wurden in einem System mit unterbrochenem Frischwasserzufluß (*intermittent flow*-Respirometer) durchgeführt. Das **Meßprinzip** ist in Abb. 1 an einem Beispiel dargestellt. Bei geschlossenem Kreislauf (Kammer, Pumpe, O<sub>2</sub>-Sensor) nahm die O<sub>2</sub>-Konzentration des Wassers kontinuierlich ab. Die Steigung der über die Zeit aufgetragenen O<sub>2</sub>-Sättigungskurve ist proportional zur Atmung der Fische. Bei Unterschreiten des unteren Schwellenwerts der O<sub>2</sub>-Sättigung (83 %), wurde über ein Magnetventil dem System Frischwasser zugeführt, bis die Regelgröße den oberen Schwellenwert erreichte (offene Phase). Das steile Abfallen des Meßwerts unmittelbar nach Öffnen des Ventils um ca. 0.5 % ist vermutlich auf eine Verringerung der Anströmgeschwindigkeit der Sondenmembran zurückzuführen. Bei der Wahl des oberen Schwellenwerts wurde dieser Umstand berücksichtigt (statt 87 wurden 86.5 % O<sub>2</sub>-Sättigung vorgegeben). Nach Schließen des Ventils stellte sich die ursprüngliche Anströmgeschwindigkeit und die damit verbundene Meßgenauigkeit des O<sub>2</sub>-Sensors wieder ein. Für die Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs muß die O<sub>2</sub>-Konzentration des zufließenden und abfließenden Wassers nicht bekannt sein; lediglich die relative Veränderung der O<sub>2</sub>-Konzentration  $dc_{O_2}$  bei unterbrochenem Durchfluß und die Zeit  $t$  gehen in die Berechnung ein.



Abb. 2 zeigt ein Schema des verwendeten Versuchsaufbaus. Mit Ausnahme des Computers und des Videorecorders war die Anlage in einem temperaturkonstanten Raum untergebracht. Die Respirationskammern und Pumpen befanden sich in einem mit filtriertem Ostseewasser gefüllten Glasbecken (Volumen *ca.* 80 dm<sup>3</sup>). Durch das Wasserbad wurden Temperaturschwankungen gedämpft und das blasenfreie Verschießen der Kammern erleichtert. Die Temperaturregelung erfolgte über die Raumluft. Bedingt durch die ähnlichen Brechungsindices des Kammermaterials (Plexiglas) und des umgebenden Mediums, ergab sich bei einer senkrechten Blickrichtung durch die plane Frontscheibe des Beckens ein fast verzerrungsfreies Bild der Fische in der zylindrischen Kammer. Eine schwarze Trennwand verhinderte den visuellen Kontakt zwischen den Versuchstieren der Parallelexperimente. Die verwendeten Kunststoffe (Plexiglas und PVC-Schläuche mit 1.5 mm Wandstärke) sind nicht vollkommen gasdicht. In Anbetracht des kleinen Konzentrationsgradienten zum Außenmedium (< 17 % O<sub>2</sub>-Sättigung) und der relativ dicken Wandstärken erschien die Verwendung der Materialien dennoch als vertretbar. Bei Kontrollversuchen mit leerer Kammer machte sich die Gaspermeabilität der Apparatur nicht bemerkbar. Auch zwischen Kontrollexperimenten, in denen die Abnahmerate der O<sub>2</sub>-Konzentration bei Einleitung von sauerstofffreiem Wasser (durch N<sub>2</sub>-Begasung) mit der Abnahmerate des Salzgehalts bei Einleitung von destilliertem Wasser verglichen wurde, war kein Unterschied feststellbar.

In der geschlossenen Phase zirkulierte das Wasser zwischen der Respirationskammer, einer Kreispumpe und der Durchflußzelle (WTW D200) des Sauerstoffsensors (WTW TriOxmatic EO 200). Die Sondensignale wurden mit geeigneten Meßgeräten (WTW Oxi 530) verstärkt und unter Berücksichtigung des Luftdrucks in zur O<sub>2</sub>-Sättigung proportionale Spannungen transformiert. Die aufbereiteten Signale wurden über Koaxialkabel zum AD-Wandler (Auflösung 12 Bit) des Meßrechners geleitet. Für jede Kammer verglich der Prozessor 42 mal pro Sekunde Soll- und Istwert und zeichnete die über 10 s integrierten Meßwerte zusammen mit der Uhrzeit auf. Unterschritt die O<sub>2</sub>-Sättigung den vorgegebenen Schwellenwert, wurde das Magnetventil geöffnet und der verbrauchte Sauerstoff durch Zufluß von filtriertem Ostseewasser aus einem belüfteten Hochbehälter (Volumen 40 dm<sup>3</sup>, O<sub>2</sub>-Sättigung *ca.* 100 %) ersetzt; die Schaltzeiten der Magnetventile wurden aufgezeichnet. Der Verlauf der O<sub>2</sub>-Sättigung wurde auf dem Monitor *online* dargestellt, so daß auf Fehlfunktionen des Systems sofort reagiert werden konnte. Nach jedem Schaltzyklus wurde die Steigung der Sättigungskurve berechnet, wodurch bereits während der Experimente eine erste Abschätzung des O<sub>2</sub>-Verbrauchs möglich war. Ein Schwimmerventil sorgte für die Regulation des Wasserstands im Reservoir. Zur Temperierung des aus der zentralen Seewasserversorgung des Hauses nachgeführten Ostseewassers wurde dieses durch eine lange, in einem Wasserbad liegende Schlauchspirale geleitet. Für die stündlichen Aktivitätsmessungen wurde der Videorecorder durch den Meßrechner ein- und ausgeschaltet.

In den Rundstromkammern (Abb. 3) wurde der Raum für die Versuchstiere durch zwei konzentrisch angeordnete 10 cm hohe Zylinder begrenzt (Volumen 2450 cm<sup>3</sup>, Grundfläche 245 cm<sup>2</sup>). Die Zylinder waren unten auf einer scheibenförmigen Grundplatte verklebt und auf den Oberkanten mit Dichtungsringen versehen. Mit je sechs

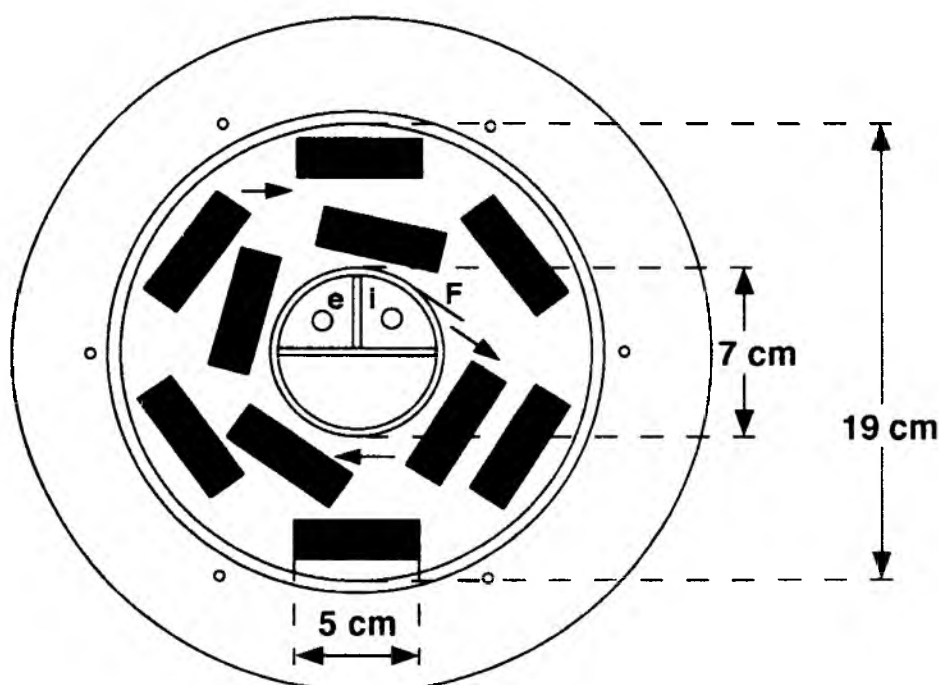


**Abb. 2:** Schema des Versuchsaufbaus zur Respirationmessung und Verhaltensanalyse. Mit Ausnahme des Computers (Datenerfassung und Steuerung) und des Videorekorders ist die Anlage in einem temperaturgeregelten Raum ( $T = 15\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) untergebracht. Schläuche sind als Volllinien, elektrische Leitungen als gestrichelte Linien dargestellt. Die Respirationskammern befinden sich in einem gemeinsamen Wasserbad, eine Sichtblende verhindert den visuellen Kontakt zwischen den Fischen der Parallelexperimente.

Flügelmuttern konnten die Kammern im Wasserbad mit einer zweiten Plexiglasplatte verschlossen werden. Um Nährtiere mit einer Spritze ins System injizieren zu können, befand sich im Wasserkreislauf ein mit einer Klemme verschlossenes Verzweigungsstück (nicht eingezeichnet).

Über zwei abgetrennte Viertel des Innenzylinders wurden Ein- und Ausstrom realisiert; die verbleibende Hälfte war vom Kreislauf isoliert. Durch eine Ablenkfolie am Einlaß wurde die Strömungsrichtung vorgegeben. Versuche mit angefärbtem Wasser ließen an der Einstromstelle eine Wirbelzone mit guter Durchmischung erkennen. Außerhalb der Wirbelzone entwickelte sich eine gleichmäßige, kreisförmige Strömung. Gegenströme oder Stillwasserbereiche wurden nicht beobachtet.

Die Strömung in den Respirationskammern sollte die lokomotorische Aktivität der Fische wenig anregen und wurde deshalb möglichst gering eingestellt, aber groß genug, um die Durchmischung des Wassers in der Kammer und die erforderliche Anströmung der Membran des  $\text{O}_2$ -Sensors zu gewährleisten. Die Pumpleistung



**Abb. 3:** Skizzierte Aufsicht der verwendeten Respirationskammern (Höhe 10 cm). Die schwarzen Rechtecke stellen PVC-Röhren dar (Innendurchmesser 1.3 cm), die in den Experimenten mit *Pomatoschistus minutus* als Versteckmöglichkeiten dienten. Die Pfeile zeigen die Orientierung der Strömung in der Kammer an. Das Wasser wird durch eine Schlaucholive (i) von oben in den Innenzylinder gepumpt und strömt durch fünf übereinander angeordnete Löcher in die eigentliche Versuchskammer. Die Ablenkfolie (F) gibt die Strömungsrichtung vor. Über Löcher in der Seitenwand des Innenzylinders und eine zweite Schlaucholive (e) im Deckel verläßt das Wasser die Kammer.

wurde mit dünnen Schlauchstücken reguliert, die als Widerstände in den Wasserkreislauf eingebaut wurden. Zur Messung der Strömungsgeschwindigkeit wurden *Artemia*-Zysten als Driftkörper im Wasser suspendiert und bei Dunkelfeldbeleuchtung mit einer Videokamera aufgenommen. Die Video-Aufzeichnungen wurden digitalisiert und die Driftgeschwindigkeit der Partikel mit dem Programm „Dynimage“ (THETMEYER 1989, KILS 1992) ausgewertet. Partikel, die sich in der Grenzschicht der Gefäßwände deutlich langsamer bewegten, wurden nicht berücksichtigt. In Kammer A betrug die mittlere Driftgeschwindigkeit  $4.5 \text{ mm} \cdot \text{s}^{-1}$  ( $SD_{n-1} = 0.2 \text{ mm} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $n = 10$ ), in der baugleichen Kammer B wurde eine mittlere Geschwindigkeit von  $4.6 \text{ mm} \cdot \text{s}^{-1}$  gemessen ( $SD_{n-1} = 0.6 \text{ mm} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $n = 22$ ). Der Unterschied zwischen den mittleren Strömungsgeschwindigkeiten ist statistisch nicht signifikant (t-Test:  $t = 0.64$ ,  $z_{0.5, \text{zweiseitig}} = 0.67$ ).

Bei den Experimenten mit *P. minutus* wurde der Kammerboden mit Sand bedeckt ( $150 \text{ cm}^3$  pro Kammer), der vom Strand in der Nähe des Fangortes entnommen wurde. Außerdem bekamen die Sandgrundeln graue PVC-Röhren als Verstecke angeboten (Länge 5 cm, Innendurchmesser 1.3 cm), die in der Kammer tangential

angeordnet wurden. Die Anzahl der Röhren entsprach dem Besatz mit Sandgründeln (10 Stück). Die Versuche mit *G. flavescens* wurden ohne Substrat und Verstecke durchgeführt.

Das Volumen des im System zirkulierenden Wassers ( $2697 \text{ cm}^3$ ) wurde mit einem Enghalskolben ( $1000 \text{ cm}^3$ ) und einem Meßzylinder ( $500 \text{ cm}^3$ ) bestimmt. Das Volumen der Fische<sup>5</sup> und gegebenenfalls des Sandes ( $150 \text{ cm}^3$ ) sowie der Verstecke ( $31 \text{ cm}^3$ ) wurde vom Gesamtvolumen subtrahiert. Der Fehler bei der Volumenbestimmung ist kleiner als 1 %. Das Volumen des zwischen den Sandkörnern gebundenen Porenwassers wurde nicht berücksichtigt. Das Verhältnis zwischen Fischgewicht und Wasservolumen betrug 0.19 % bis 0.32 % ( $\bar{x} = 0.25 \%$ ).

Die Versuchstemperatur betrug 15.1 bis 15.8 °C. Zwischen den Parallelen eines Experimentes war der Temperaturunterschied nicht größer als 0.1 K. Das Einzelexperiment Pla wurde bei 14.3 °C durchgeführt. Der Salzgehalt des über Kies und Sand filtrierten Ostseewassers betrug  $18 \pm 0.4 \text{ psu}$  (gemessen mit WTW-Leitfähigkeitssensor LF91).

Der Lichtzyklus wurde mit einer Niedervolt-Halogenlampe (75 W) erzeugt, deren Strahlungsfluß durch einen tagesperiodisch rotierenden, sichelförmigen Spalt moduliert wurde. Abb. 4 zeigt den Tagesverlauf der Beleuchtungsstärke über den Respirationsskammern (gemessen mit Minolta Flashmeter III). Die Farbtemperatur eines Halogenstrahlers beträgt ca. 3400 K, die des Tageslichts variiert je nach Sonnenstand und Bewölkung zwischen etwa 5000 und 12000 K (SCHRÖDER 1981). Die spektrale Zusammensetzung des von der Lampe emittierten Lichts wurde durch ein Tageslicht-Konversionsfilter (Strand Lighting, Cinelux 224, Umwandlungswert -164 mired) an die natürlichen Verhältnisse angenähert. Unter Berücksichtigung dieses Blaufilters berechnet sich die Farbtemperatur der verwendeten Beleuchtung  $T_{\text{abs}}$  auf

$$T_{\text{abs}} = \frac{1}{-164 \cdot 10^{-6} + \frac{1}{3400}} = 7685 \text{ K.}$$

Das verwendete Konversionsfilter wirkt gleichzeitig als Diffusor, so daß die Kammern gleichmäßig beleuchtet wurden. Während der simulierten Nachtphase war im Versuchsraum ein schwaches Restlicht vorhanden. Die Beleuchtungsstärke war mit den zur Verfügung stehenden Lichtmeßgeräten (minimale Empfindlichkeit ca. 1 lx) nicht bestimmbar. Mit dem dunkel-adaptierten Auge konnte aber noch das Mobilier wahrgenommen werden. Für die nächtlichen Verhaltensbeobachtungen wurde eine Infrarot-Beleuchtung eingesetzt. Dazu wurde eine Rotlichtlampe (Tungsram, 150 W) mit einem IR-Filter (B+W, Nr. 093) kombiniert. Der spektrale Transmissionsgrad  $\tau(\lambda)$  des Langpaßfilters beträgt nach Herstellerangaben bei  $\lambda = 875 \text{ nm}$  90 %, bei  $\lambda = 830 \text{ nm}$  50 %, bei  $\lambda = 740 \text{ nm}$  ist  $\tau(\lambda) < 1 \%$ .

In Tabelle 3 sind die Randbedingungen der Experimente zur Messung von Respiration und Schwimmaktivität zusammengefaßt.

<sup>5</sup>Bei der Berechnung des Volumens der Fische wurde deren Dichte gleich  $1 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$  gesetzt.

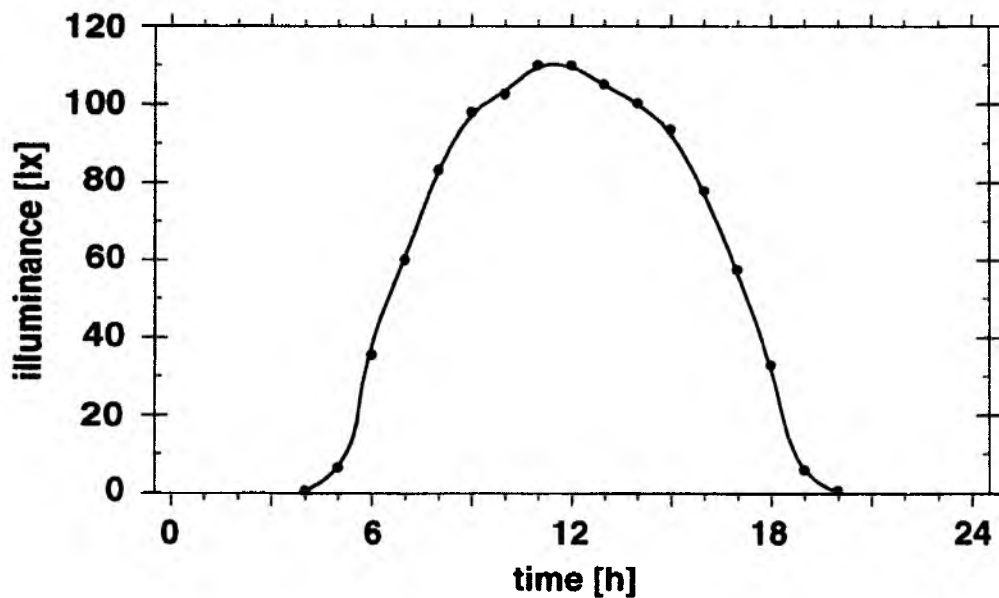


Abb. 4: Tagesverlauf der Beleuchtungsstärke über den Respirationskammern, gemessen über der Oberfläche des Wasserbades.

Tab. 3: Versuchsbedingungen bei den Experimenten zur Messung von Respiration und Schwimmaktivität.

Fischart	<i>Gobiusculus flavescens</i>			<i>Pomatoschistus minutus</i>		
Exp. Nr.	G1a,b	G2a,b	G3a,b	P1a	P2a,b	P3a,b
Temperatur [°C]	15.5	15.8	15.3	14.3	15.1	15.1
Salzgehalt	17.9	18.4	18.1	18.2	17.9	17.6
Gruppengröße	20			10		
Substrat/Verstecke	keine			Sand und PVC-Röhren		
Kammervolumen*	2450 cm <sup>3</sup>			2270 cm <sup>3</sup>		
O <sub>2</sub> -Sättigung	83–87 %					
Beleuchtungsstärke	< 1 bis 110 lx					
Farbtemperatur	ca. 7700 K					
Strömungsgeschw.	4.5 mm·s <sup>-1</sup>					

\* Als Kammervolumen ist der Raum angegeben, der den Fischen tatsächlich zur Verfügung steht. In den Experimenten mit *P. minutus* reduzierte sich dieser Raum durch das Substrat und die Verstecke.

### 2.2.2 Versuchsdurchführung

Die Kalibrierung der Sauerstoffsensoren erfolgte in mit Wasserdampf gesättigter Luft (im Kalibriergefäß WTW OxiCal) bei Versuchstemperatur. Die in der Luft etwas veränderten Diffusionsbedingungen an der Membranoberfläche (HITCHMAN 1983) wurden bei der Kalibrierung nach Herstellerangaben berücksichtigt. Da der Sensor nullstromfrei ist, genügt eine Einpunktkalibrierung zum Abgleich der Steilheit. Die Anzeige des Meßgerätes wurde durch titrimetrische Bestimmung der  $O_2$ -Konzentration nach WINKLER (GRASSHOFF 1976) überprüft. Die Differenz zwischen den Meßverfahren war kleiner als 1 %. Die Sondendrift lag stets deutlich unter 1 % pro 24 h.

Vor jedem Versuch wurden die Kammern (und die in den Experimenten mit Sandgrundeln als Verstecke dienenden Röhren) gereinigt und mit 1-M HCl desinfiziert sowie die Verbindungsschläuche ersetzt. Der bei den Experimenten mit *P. minutus* verwendete Sand wurde gewaschen, bis sich im überstehenden Wasser keine merkliche Trübung mehr einstellte; anschließend wurde der Sand gekocht. Bei Kontrollversuchen mit frisch gereinigten Kammern wurde keine signifikante Abnahme der  $O_2$ -Konzentration festgestellt. Am Ende der drei Tage dauernden Experimente wurde der  $O_2$ -Verbrauch in den leeren Kammern über 8 bis 20 Stunden erneut kontrolliert.

Für die Experimente mit *G. flavescens* wurden die Meßkammern mit je 20 Fischen besetzt. Da *P. minutus* in den Vorversuchen aggressives Verhalten zeigte, wurden die Sandgrundel-Experimente mit 10er-Gruppen durchgeführt. Bei der Auswahl der Tiere wurde darauf geachtet, daß die Individuen, die in eine Kammer gesetzt wurden, von ähnlicher Größe waren. Alle Fische wurden nur in einem Experiment verwendet. Der Versuchsraum wurde während der Experimente täglich nur wenige Minuten zur Kontrolle der Anlage und zur Fütterung der Fische im Hälterungsbecken betreten. Durch eine schwarze Folie war das Becken mit den Respirometern optisch vom Raum abgetrennt.

In jeweils einer Kammer wurde das Verhalten der Fische stündlich für 3 Minuten aus seitlicher Blickrichtung mit einer Videokamera aufgezeichnet; bei dem Experiment P1a erfolgte alle 3 Stunden eine 5minütige Aufnahme.

Um den Einfluß der Freßaktivität auf den Stoffwechsel zu untersuchen, wurden die Schwimmgrundeln jeweils am Nachmittag des dritten Versuchstags mit *Artemia*-Nauplien (Great Salt Lake, Alter 24–48 h bei ca. 18 °C) gefüttert. Das Einschleusen der Nahrung erfolgte unmittelbar nach einem Frischwasserzufluß. Somit hatten die Fische genügend Zeit zur Nahrungsaufnahme, bevor das System erneut auf Durchfluß geschaltet wurde. Die Nauplien-Konzentration im Ausfluß war stets kleiner als 5 % der berechneten Ausgangskonzentration. Es wird deshalb angenommen, daß mehr als 95 % der Nauplien gefressen wurden. Das Verhältnis zwischen dem verfütterten Trockengewicht und dem Naßgewicht der Fische betrug 0.05, 0.17 und 0.19 % (chronologische Reihenfolge der Experimente). Um den Eintrag von Bakterien zu reduzieren, wurden die Nauplien unter fließendem Wasser in einem Sieb gewaschen. Das Einspritzvolumen wurde aus einem Vorratsgefäß mit bekannter

Nauplien-Dichte<sup>6</sup> entnommen. Nur in einer der beiden Meßkammern bekamen die Fische Nahrung. Dadurch konnte der Einfluß der mit der Fütterung verbundenen Störung abgeschätzt werden.

### 2.2.3 Auswertung

#### Berechnung der O<sub>2</sub>-Konzentration

Während der Datenerfassung wurde aus den in einem 10 s Intervall registrierten Sauerstoffdaten ( $n > 4000$ ) eine zentrale Tendenz ermittelt: Um die Beeinflussung durch Extremwerte gering zu halten, wurde aus je 99 Messungen der Median gebildet; aus je 42 Medianwerten wurde das arithmetische Mittel berechnet. Unter Berücksichtigung von Salzgehalt und Luftdruck wurden die gemessenen O<sub>2</sub>-Sättigungen in Konzentrationen umgerechnet. Zur Berechnung der Standardkonzentrationen des Sauerstoffs  $c_{O_2}^*$  [cm<sup>3</sup>·dm<sup>-3</sup>] in Abhängigkeit von der absoluten Temperatur  $T_{abs}$  und dem Salzgehalt wurde die Gleichung von WEISS (1970) verwendet, auf der die Sättigungswerte in den „International Oceanographic Tables“ (UNESCO 1973) basieren:

$$\ln c_{O_2}^* = A_1 + A_2(10^2 \cdot T_{abs}^{-1}) + A_3 \ln(T_{abs} \cdot 10^{-2}) + A_4(T_{abs} \cdot 10^{-2}) + S(B_1 + B_2 T_{abs} \cdot 10^{-2} + B_3 T_{abs}^2 \cdot 10^{-4})$$

$$\begin{array}{ll} \text{mit } A_1 = -173.4292 & \text{und } B_1 = -0.033096 \\ A_2 = 249.6339 & B_2 = 0.014259 \\ A_3 = 143.3483 & B_3 = -0.0017000 \\ A_4 = -21.8492 & \end{array}$$

Das Seewasser mit dem Salzgehalt  $S$  und der Temperatur  $T_{abs}$  ist dabei im Gleichgewicht mit der wasserdampfgesättigten Atmosphäre bei Normaldruck (1013.25 hPa). Durch Division mit dem Molvolumen von O<sub>2</sub> (COLT 1984) wurde  $c_{O_2}^*$  in die empfohlene SI-Einheit umgerechnet. Auch heute werden neben der SI-Einheit für Stoffmenge, 1 mol, noch immer verschiedene andere Einheiten verwendet. In Tabelle 4 sind die gebräuchlichen Maßeinheiten für die Stoffmengenangabe von O<sub>2</sub> und die entsprechenden Umrechnungsfaktoren aufgeführt.

Für die Luftdruckkorrektur stellte die meteorologische Abteilung des Instituts die Magnetbandaufzeichnungen des aktuellen Luftdrucks  $p$  mit einer zeitlichen Auflösung von 8 min zur Verfügung. Für die Berechnung der molaren Sauerstoffkonzentration  $c_{O_2}$  aus den gemessenen prozentualen Luftsättigungswerten  $\phi_A$  wurde für den Dampfdruck des Wassers  $p_{H_2O}$  angenommen, daß die Luft mit Wasserdampf gesättigt ist:

<sup>6</sup>Die Bestimmung der Individuendichte erfolgte anhand von 4–5 Unterproben von je 1 cm<sup>3</sup>, die unmittelbar nach mehrfachem Drehen des Gefäßes mit einer Kolbenpipette oder mit einer Eppendorfpipette (mit abgeschnittener Spitze) entnommen wurden.

Tab. 4: Konversionsfaktoren für Stoffmengenangaben von O<sub>2</sub> (aus FORSTNER und GNAIGER 1983). STP = Standard temperature and pressure (1013.25 hPa, 0 °C)

	$\mu\text{mol}$	mg	cm <sup>3</sup> (ideales Gas, STP)	cm <sup>3</sup> (reales Gas, STP)
1 $\mu\text{mol}$	= 1	0.031999	0.022414	0.022392
1 mg	= 31.251	1	0.70046	0.69978
1 cm <sup>3</sup> (ideales Gas, STP)	= 44.615	1.4276	1	0.99902
1 cm <sup>3</sup> (reales Gas, STP)	= 44.659	1.4290	1.00098	1

$$c_{\text{O}_2} = \phi_A \frac{c_{\text{O}_2}^* (p - p_{\text{H}_2\text{O}})}{(1013 - p_{\text{H}_2\text{O}})100}$$

Der Partialdruck des Wasser  $p_{\text{H}_2\text{O}}$  wurde nach der Gleichung von GOFF (in COLT 1984) berechnet.

### Berechnung des O<sub>2</sub>-Verbrauchs

Bei einem *intermittent-flow*-Respirometer berechnet sich der Sauerstoffverbrauch  $\dot{N}_{\text{O}_2}$ , wie bei einem geschlossenem System, aus der Abnahme der O<sub>2</sub>-Konzentration  $dc_{\text{O}_2} \cdot dt^{-1}$  und dem Volumen des Systems  $V_{\text{sys}}$ :

$$\dot{N}_{\text{O}_2} = \frac{dc_{\text{O}_2}}{dt} \cdot V_{\text{sys}}$$

3 min nach Unterbrechung des Durchflusses wurde eine fast lineare Abnahme des Signals beobachtet. Die Meßwerte, die vom Beginn des Wasseraustauschs bis 5 min nach Ventilschluß aufgezeichnet wurden, gingen nicht in die Berechnung des O<sub>2</sub>-Verbrauchs ein.

Um Ausreißer zu finden, wurden übergreifende lineare Regressionen über je 50 Sättigungswerte  $\phi(t)$  gerechnet. Die jeweils 25 letzten Werte entsprachen dabei den 25 ersten der nächsten Regressionrechnung. Für jedes Intervall kann mit den Parametern der Regressionsgleichung zu jedem Meßzeitpunkt die Sättigung  $\hat{\phi}(t)$  geschätzt werden. Durch Subtraktion der geschätzten von den gemessenen Werten  $\phi(t) - \hat{\phi}(t)$  wurde der Trend aus jeder Folge von 50 Einzelmessungen herausgerechnet. Aus den nivellierten Werten, die weitgehend normalverteilt waren, wurden der Mittelwert und die Standardabweichung berechnet. Meßwerte, die sich um mehr als das 4fache der Standardabweichung vom Durchschnitt unterschieden, wurden verworfen. Der sogenannte „4-Sigma-Bereich“ umfaßt bei Normalverteilung 99.99 % der Werte (SACHS 1984). Die meisten Ausreißer waren auf Betätigungen des Lichtschalters im Meßraum zurückzuführen.

Der O<sub>2</sub>-Verbrauch wurde durch Anpassung einer Regressionslinie an die zwischen zwei Schaltzyklen der Ventile gemessenen Sauerstoffkonzentrationen bestimmt. Um



kurzzeitige Veränderungen der Respiration während der Nahrungsaufnahme zu untersuchen, wurde über 60 Meßwerte (entspricht 10 min) eine Gerade angepaßt. Für die Berechnung des jeweils folgenden  $O_2$ -Verbrauchswertes gingen die 30 letzten  $O_2$ -Konzentrationsmessungen übergreifend mit ein. Auf diese Weise stand alle 5 min eine über 10 min integrierende Respirationssmessung zur Verfügung.

### Korrektur der mikrobiellen Respiration

Um den Fischen viel Raum für spontane Schwimmaktivität zur Verfügung zu stellen, wurde eine hohe bakterielle Respiration in Kauf genommen. Der Korrektur des Kammerblindwerts wurde deshalb besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Die mikrobielle Atmung nach Versuchsende variierte zwischen 2.64 und 4.45  $\mu\text{mol} \cdot \text{h}^{-1}$  ( $\bar{x} = 3.6$ ). Bei minimalem Sauerstoffverbrauch der Fische (Standardmetabolismus) machte der Kammerblindwert 21.3 bis 30.7 % der Gesamtrespiration aus ( $\bar{x} = 26.2$  %). Es kann nicht davon ausgegangen werden, daß die mikrobielle Atmung vom Versuchsbeginn bis zum Versuchsende kontinuierlich zunimmt. Vielmehr sollte die Wachstumskurve der die Gefäßwände und Schläuche besiedelnden Bakterien berücksichtigt werden. Bei einem Kontrollexperiment wurden die Fische bereits 24 Stunden nach Versuchsbeginn aus der ersten Kammer und nach weiteren 24 Stunden aus der zweiten Kammer genommen. Bei der anschließenden Bestimmung des Referenzwertes  $\dot{N}_{O_2}^\circ$  ergab sich kein Unterschied in Abhängigkeit von der Versuchsdauer. Zur Korrektur der Respirationsrate in der Anfangsphase der Experimente wurde ein Kurvenverlauf angenommen, wie er von DALLA VIA (1983) bei einem *intermittent-flow*-Respirometer festgestellt wurde. DALLA VIA nahm dazu die Versuchstiere stündlich aus der Kammer und bestimmte den Blindwert ( $\dot{N}_{O_2}^\circ$ ): Nach einer *lag*-Phase von 4 bis 6 Stunden kam es zu einem steilen Anstieg, dann zu einem Überschießen. Nach ca. 20 Stunden stabilisierte sich  $\dot{N}_{O_2}^\circ$  schließlich. Dieser Kurvenverlauf wurde wie folgt berücksichtigt: In den ersten 4 Stunden wurde keine Korrektur vorgenommen. Von der 4. bis zur 16. Stunde wurde mit einem linearen Anstieg auf das 1.25fache des am Versuchsende ermittelten Referenzwertes gerechnet; von der 16. bis zur 20. Stunde wurde eine lineare Abnahme bis zum gemessenen Referenzwert angenommen; von der 20. Stunde bis zum Versuchsende wurde  $\dot{N}_{O_2}^\circ$  als konstant betrachtet.

Der Meßfehler bei den Respirationssmessungen wird in erster Linie durch die Variabilität der mikrobiellen Atmung bestimmt. In einem Kontrollversuch hierzu wurde der Kammerblindwert über  $4\frac{1}{2}$  Tage verfolgt. Dabei wurden Abweichungen vom Mittelwert von bis zu 18 % gemessen. Falls sich das Bakterienwachstum deutlich vom angenommenen Verlauf unterscheidet, können für die Anfangsphase der Experimente auch größere Abweichungen vom verwendeten Referenzwert nicht ausgeschlossen werden. Der maximale Anteil von  $\dot{N}_{O_2}^\circ$  an der Gesamtrespiration betrug in einem Experiment fast 31 % bei minimalem  $O_2$ -Verbrauch der Fische. Wenn wir für diesen ungünstigen Fall eine Abweichung vom gemessenen Referenzwert von 18 % zugrunde legen, ergibt sich bei der Bestimmung der Respirationsrate ein Fehler von  $\frac{0.18 \cdot 0.31}{1 - 0.31} \cdot 100 = 8$  %.

### Normierung der Respirationsrate

Die in Respirationsexperimenten verwendeten Schwimmgrundeln hatten ein mittleres Naßgewicht von 0.37 g ( $SD_n = 0.096$ ), das Durchschnittsgewicht der Sandgrundeln betrug 0.56 g ( $SD_n = 0.14$ ). Um die Arten miteinander vergleichen zu können, wurde der  $O_2$ -Verbrauch mit Hilfe der empirischen Beziehung zwischen Energieumsatz  $\dot{Q}$  und Gewicht  $W$

$$\dot{Q} = AW^k \quad \text{WINBERG (1956)}$$

auf ein Standardgewicht bezogen.  $A$  ist der Energieverbrauch eines Tieres mit dem Einheitsgewicht; der Exponent  $k$  ist eine Konstante, die für den basalen Stoffwechsel der meisten Fischarten einen Wert zwischen 0.7 und 0.9 annimmt. Wie allgemein üblich, soll hier der  $O_2$ -Verbrauch  $\dot{N}_{O_2}$  als Maß für den Energieumsatz  $\dot{Q}$  verwendet werden (FRY 1957).

Für *G. flavescens* stand kein geeigneter Literaturwert für  $k$  zur Verfügung<sup>7</sup>. Um die Respirationsraten für *G. flavescens* möglichst wenig korrigieren zu müssen, wurde als Standardgewicht das mittlere Gewicht der Schwimmgrundeln (0.37 g) gewählt. Für die Korrektur der Abweichungen vom Mittelwert wurde für die Schwimmgrundel ein  $k$ -Wert von 0.8 angenommen, was dem Mittelwert der von FONDS & VELDHUIS (1973) an Gobiiden ermittelten Gewichts-Exponenten entspricht. Für *P. minutus* geben FONDS & VELDHUIS einen  $k$ -Wert von 0.812 an. Dieser Exponent wurde verwendet, um den  $O_2$ -Verbrauch der Sandgrundeln auf das mittlere Gewicht der Schwimmgrundeln zu beziehen.

Bei der Gewichtskorrektur der Respirationsdaten muß berücksichtigt werden, daß sich die angegebene Formel auf den Energieumsatz  $\dot{Q}_i$  und das Gewicht  $W_i$  eines Einzelfisches bezieht. Für eine Gruppe von  $n$  Fischen läßt sich folgende Beziehung herleiten:

$$\begin{array}{rcl} \dot{Q}_1 & = & A \cdot W_1^k \\ \dot{Q}_2 & = & A \cdot W_2^k \\ \vdots & & \vdots \\ \dot{Q}_i & = & A \cdot W_i^k \\ \vdots & & \vdots \\ \dot{Q}_n & = & A \cdot W_n^k \\ \hline \sum_{i=1}^n \dot{Q}_i & = & A \cdot \sum_{i=1}^n W_i^k \end{array}$$

Folglich läßt sich  $A$  ausdrücken als

$$A = \frac{\sum_{i=1}^n \dot{Q}_i}{\sum_{i=1}^n W_i^k}$$

<sup>7</sup>Die von HANSON (1985) im Rahmen einer Diplomarbeit mit „closed bottle“-Experimenten ermittelten  $k$ -Werte variieren ungewöhnlich stark (bei 15 °C:  $k = 0.533$  im Herbst und  $k = 0.961$  im Frühjahr) und wurden deshalb nicht berücksichtigt.

**Tab. 5:** Summen  $\sum W_i$  [g] und Exponentialsummen  $\sum W_i^k$  der Fischgewichte für die verschiedenen Versuchsansätze.  $\dot{q}_x/\dot{q}$  ist das Verhältnis zwischen den auf 0.37 g normierten und den gemessenen Respirationswerten. Die verwendeten Exponenten  $k$  sind angegeben.

Nr.	G1a	G1b	G2a	G2b	G3a	G3b	P1a	P2a	P2b	P3a	P3b
$\sum w_i$	5.756	6.463	8.725	7.735	7.710	8.587	6.366	4.805	5.413	5.392	6.067
$\sum w_i^k$	7.350	8.044	10.266	9.325	9.304	10.143	6.904	5.501	6.031	6.022	6.646
$\dot{q}_x/\dot{q}$	0.96	0.98	1.04	1.01	1.01	1.03	1.11	1.05	1.08	1.08	1.10
$k$	0.800						0.812				

Der Energieumsatz  $\dot{Q}_x$  eines Fisches mit dem Gewicht  $W_x$  berechnet sich somit nach

$$\dot{Q}_x = \frac{\sum_{i=1}^n \dot{Q}_i}{\sum_{i=1}^n W_i^k} W_x^k ,$$

und der spezifische Energieverbrauch  $\dot{q}_x$  ist

$$\dot{q}_x = \frac{\dot{Q}_x}{W_x} = \frac{\sum_{i=1}^n \dot{Q}_i}{\sum_{i=1}^n W_i^k} W_x^{k-1} .$$

Um dem Leser die Möglichkeit zu geben, die auf 0.37 g normierten Respirationsdaten auf das reale Gewicht oder ein anderes Vergleichsgewicht umrechnen zu können, sind in Tabelle 5 die Summen  $\sum W_i$  und Exponentialsummen  $\sum W_i^k$  der Naßgewichte für die verschiedenen Versuchsansätze aufgeführt. Außerdem ist das Verhältnis zwischen den auf 0.37 g normierten und den gemessenen Respirationswerten  $\dot{q}_x/\dot{q}$  angegeben. Die Gewichtskorrektur macht bei den Versuchen mit Schwimmgrundeln (G1a–G3b) maximal 4 % aus. Die in den Sandgrundel-Experimenten (P1a–P3b) gemessenen Respirationsraten wurden um 5–11 % korrigiert.

### Energieverbrauch beim Fressen

Durch Integration der  $O_2$ -Verbrauchskurven wurde der Energiebedarf für die Nahrungsaufnahme abgeschätzt. Zwischen den gefütterten Fischen und der Kontrollgruppe war 5 h nach der ersten Fütterung kein Unterschied mehr zu erkennen. Für diesen Zeitraum wurden die Flächen unter den Kurven durch Ausschneiden und Wiegen ermittelt (Fehler durch Variabilität der Papierdicke < 3 %) und die Differenz zwischen dem Sauerstoffverbrauch der gefütterten und ungefütterten Fische berechnet.

Der Sauerstoffverbrauch der *Artemia*-Nauplien führt zu einer Überschätzung des Energiebedarfs der gefütterten Fische. VARÓ *et al.* (1991) fanden zwischen der Temperatur  $T$  [°C] und der spezifischen Respiration  $\dot{n}_{O_2}$  von *Artemia*-Nauplien (Great Salt Lake, 24–30 h alt,  $S = 30$  psu) die Beziehung

$$\dot{n}_{O_2} [\mu\text{mol} \cdot \text{mg}_d^{-1} \cdot \text{h}^{-1}] = -0.294 + 0.0335 T .$$

Für 15 °C resultiert eine Respirationsrate von  $0.209 \mu\text{mol} \cdot \text{mg}_d^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Nach ENGEL & ANGELOVIC (1968) beträgt der  $\text{O}_2$ -Verbrauch eintägiger Great Salt Lake-Nauplien bei  $S = 50$  psu  $0.30 \mu\text{mol} \cdot \text{mg}_d^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ , bei  $S = 5$  psu  $0.37 \mu\text{mol} \cdot \text{mg}_d^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (gemessen in einem geschüttelten Respirometer). Im ersten Fütterungsexperiment wurden einmal 1250 Nauplien verfüttert. Bei den zwei folgenden Experimenten wurden fünfmal je 1350 Nauplien in die Kammer geleitet, das entspricht bei einem Wasservolumen von  $2.7 \text{ dm}^3$  einer Dichte von 500 Nauplien pro  $\text{dm}^3$  unmittelbar nach einer Fütterung (aus vorausgehenden Fütterungen waren jeweils nur einzelne Nauplien übrig). 1350 Nauplien mit einem durchschnittlichen Trockengewicht von  $2.19 \mu\text{g}$  (VARÓ, pers. Mitt.) haben ein Gesamtgewicht von ca. 3.0 mg und veratmen maximal  $1.1 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$ . Während der Fütterungen war der  $\text{O}_2$ -Verbrauch abzüglich mikrobieller Atmung größer als  $60 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$ . Die Respiration der Nauplien hat also unmittelbar nach Verabreichung der Futtermaterie einen Anteil von maximal 1.8 % am gemessenen  $\text{O}_2$ -Verbrauch. Legen wir den Respirationswert von VARÓ *et al.* (1991) zugrunde, beeinflussen die *Artemia*-Nauplien die Messungen maximal um 1 %.

### Schwimmaktivität

Anhand der Videoaufzeichnungen wurde in Abständen von 30 s die Anzahl der schwimmenden Fische bestimmt. Als „schwimmend“ wurden Fische gewertet, die sich vom Kammerboden gelöst hatten, ohne sich mit den zu einem Saugorgan umgestalteten Bauchflossen an den Gefäßwänden festzuhalten. Fische, die in Kontakt mit den Kammerwandungen waren, aber Schwimmbewegungen zeigten, wurden ebenfalls als „schwimmend“ gewertet. Aus den einzelnen Zählungen einer Sequenz (Dauer mindestens 3 min) wurde das arithmetische Mittel gebildet.

Zur Untersuchung der Korrelation zwischen Schwimmaktivität und Respiration wurden den Aktivitätsmessungen zeitlich entsprechende Respirationsdaten zugeordnet. Der  $\text{O}_2$ -Verbrauch wurde dazu über ein Zeitintervall von jeweils 10 min berechnet. Kürzere Intervalle führten zu einer größeren Streuung der Respirationsdaten, ohne jedoch die Variabilität der Aktivität besser zu erklären. Die Meßwerte der ersten drei Stunden nach Einsetzen der Fische und die Messungen während und nach den Fütterungen blieben unberücksichtigt.

Das kurzbrennweitige Kameraobjektiv, das für die Videobeobachtungen während der Respirationsexperimente verwendet wurde, ist aufgrund perspektivischer Verzerrungen für Geschwindigkeitsmessungen wenig geeignet. Um die Sinkgeschwindigkeit und den Schwimmwinkel von *G. flavescens* zu messen, wurden deshalb Schwimmgrundeln in einem Aquarienbecken (Länge  $\times$  Breite  $\times$  Füllhöhe =  $98 \times 32.5 \times 27.5 \text{ cm}$ ) mit einer langen Brennweite aus ca. 2 m Entfernung aufgenommen (Bildausschnitt  $16.2 \times 12.2 \text{ cm}$ , 6 cm über dem Beckenboden). Sequenzen mit sinkenden Schwimmgrundeln wurden digitalisiert und die Vertikalgeschwindigkeiten und Schwimmwinkel mit der „Dynamimage“-Software ausgewertet.

## 2.3 Morphometrische Messungen

Der **Wassergehalt** wurde aus der Differenz zwischen Naß- und Trockengewicht berechnet (siehe Abschnitt 2.1.2). Der **Aschegehalt** wurde ermittelt, indem die gefriergetrockneten Grundeln 24 h im Muffelofen bei 500 °C verascht und auf 0.01 mg genau gewogen wurden.

Zur Bestimmung des **Unterwassergewichts**  $W_u$  wurden die Fische mit Benzocain oder Chinaldin betäubt, mit einer Nylonschnur an dem Wägebalken einer Unterschalenwaage (Sartorius 2474) befestigt und in einem mit Seewasser gefüllten Becherglas auf 0.1 mg genau gewogen. Anschließend wurde das Naßgewicht  $W_w$  ermittelt. Bei einem Teil der Fische wurde die Leibeshöhle im Wasserbad eröffnet und die Schwimmblase entleert, danach wurde das Unterwassergewicht ohne Schwimmblase  $W'_u$  bestimmt. Die Temperatur und der Salzgehalt des Betäubungsbads sowie des Wassers, in dem die Wägungen vorgenommen wurden, entsprachen den Hälterungsbedingungen ( $T = 15 \pm 1$  °C,  $S = 15.8$  bis 20.4 psu). Die spezifische Dichte des Wassers  $\rho_w$  lag im Mittel bei  $1.013 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$  ( $\sigma = 13$ ). Das Eintauchen der Befestigungsschnur ins Wägewasser beeinträchtigt die Genauigkeit der Gewichtsbestimmung. Deshalb wurde die Oberflächenspannung des Wassers durch Zugabe von einem Tropfen Spülmittel herabgesetzt.

Aus den Messungen von  $W_w$ ,  $W_u$  und  $W'_u$  sowie der Dichte des Wassers  $\rho_w$  lassen sich einige interessante Größen ableiten: Die **Dichte** eines Fisches mit Schwimmblase  $\rho_f$  läßt sich nach dem Prinzip des ARCHIMEDES berechnen. Der Auftrieb, den ein Fisch erfährt, entspricht dem Gewicht des durch sein Körpervolumen  $V_f$  verdrängten Wassers. Es gilt

$$\frac{W_u}{W_w} = \frac{\rho_f \cdot V_f - \rho_w \cdot V_f}{\rho_f \cdot V_f},$$

nach Kürzung und Umformung erhält man

$$\rho_f = \rho_w \frac{W_w}{W_w - W_u}.$$

Die Dichte eines Fisches mit evakuierter Schwimmblase  $\rho'_f$  ergibt sich entsprechend nach

$$\rho'_f = \rho_w \frac{W_w}{W_w - W'_u}.$$

Wie gut ein Organismus im Wasser austariert ist, hängt sowohl von seiner eigenen Dichte als auch von der Dichte des ihn umgebenden Mediums ab. Um die Schwebfähigkeit von Organismen, die in Gewässern mit unterschiedlicher Dichte leben, besser vergleichen zu können, führte LOWNDES (1941) den **Sinkfaktor**  $SF$  ein, mit  $SF = 1000 \cdot \rho_f / \rho_w$ . Ein austarierter Fisch hat einen Sinkfaktor von 1000. Das **Schwimmblasen-Volumen**  $V_s$  kann aus der Differenz zwischen dem

Unterwassergewicht mit evakuierter und intakter Schwimmblase berechnet werden:  $V_s = (W'_u - W_u) \rho_w^{-1}$ . Als relatives Schwimmblasenvolumen wird das Verhältnis zwischen dem Schwimmblasenvolumen und dem Volumen des Fisches ( $V_f = W_w / \rho_f$ ) bezeichnet<sup>8</sup>. Die Lage des Schwerpunkts wurde ermittelt, indem ein betäubter Fisch auf einer horizontal in einem Wasserbad befestigten Nadel ausbalanciert wurde.

Zur Messung der Flächen von Caudal- und Pectoralflossen wurden die Flossen in einer Wachsschale mit Präpariernadeln maximal aufgespreizt (die Pectoralflossen wurden dazu abpräpariert). Die Flossen wurden bei seitlicher Beleuchtung gegen einen dunklen Hintergrund mit einer auf einem Repro-Stativ befestigten Videokamera aufgenommen. Die Umrisse der Flossen wurden vom Video-Monitor auf eine Kopierfolie (Contifol 50) übertragen, ausgeschnitten und auf 0.01 g genau gewogen. Zur Kalibrierung wurde das Verfahren mit einem Stück Millimeterpapier durchgeführt. Da die Foliendicke kleinen Schwankungen unterliegt, wurde bei der Flächenberechnung jeweils das Gewicht der gesamten Folie berücksichtigt.

---

<sup>8</sup>Einige Autoren beziehen das relative Schwimmblasenvolumen auf das Gewicht des Fisches.

## 3 Ergebnisse

### 3.1 Schwimmverhalten

*Gobiuseculus flavescens* und *Pomatoschistus minutus* schwimmen hauptsächlich durch synchrones Schlagen mit den Pectoralflossen (*labriform*); die unpaaren Flossen werden dabei angelegt. Mit der Schwanzflosse werden vorwiegend kleinere Korrekturbewegungen oder Richtungswechsel durchgeführt. Nur zum schnellen Schwimmen — z.B. bei der Flucht und beim Ergreifen von schnellen Beutetieren — übernimmt die Caudalflosse den Antrieb (Beobachtungen im Aquarium und *in situ*). Durch kontinuierliche, asynchrone Bewegungen der *Pectoralia* sind die Grundeln in der Lage, auf der Stelle zu schweben (z.B. beim Fixieren von Beutetieren). In den Experimenten wurde dagegen häufig ein Bewegungsmuster beobachtet, das sich aus dem Wechsel zwischen einem langsamen Absinken und dessen Kompensation durch synchrones Schlagen mit den Brustflossen zusammensetzte. Dieses Verhalten soll im Folgenden als „hop and sink“ bezeichnet werden.

In Abbildung 5 ist ein typisches Beispiel dieses Bewegungsablaufs für *G. flavescens* dargestellt. Mit einem synchronen Schlag der Brustflossen erzeugte der Fisch einen nach vorn-oben gerichteten Vortrieb, der in der Darstellung an einem steilen Anstieg der Vertikalgeschwindigkeit auf ca.  $1 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  zu erkennen ist. Die maximale Geschwindigkeit wird nur kurz erreicht. Durch den Wasserwiderstand und die Schwerkraft nimmt die Vertikalgeschwindigkeit schnell ab. Nach 1.5–4.0 s kam die nach oben gerichtete Bewegung zum Stillstand (Vertikalgeschwindigkeit = 0), und der Fisch begann abzusinken. In Abb. 5 ist der asymptotische Verlauf der Sinkgeschwindigkeit (Vertikalgeschwindigkeit  $< 0$ ) zu erkennen. Die Sinkgeschwindigkeit erreicht einen konstanten Wert, wenn der mit der Geschwindigkeit quadratisch zunehmende Wasserwiderstand im Gleichgewicht mit der Abtriebskraft (Unterwassergewicht) steht. Die Brustflossen, die bereits während der kurzen Gleitphase in einem Winkel von ca.  $45^\circ$  ausgebreitet wurden, wirken beim Absinken wie Fallschirme. Anhand des asymptotischen Kurvenverlaufs kann die maximale Sinkgeschwindigkeit abgeschätzt werden. Im dargestellten Beispiel sank die Grundel mit einer Geschwindigkeit von bis zu ca.  $0.4 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ . Im Mittel erreichten die Schwimmgrundeln eine Sinkgeschwindigkeit von  $0.39 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  ( $n = 24$ ,  $SD_{n-1} = 0.18$ ,  $\overline{TL} = 4.0 \text{ cm}$ ).

Aufgrund des hohen Wasserwiderstands der gespreizten *Pectoralia* bildet die Verbindungslinie zwischen deren Ansatzstellen beim Absinken eine Drehachse. Diese Drehachse verläuft vor dem im Wasser gemessenen Körperschwerpunkt, der unterhalb des hinteren Drittels der ersten Dorsalflosse liegt. Durch das resultierende Drehmoment sinkt das caudale Körperende schneller ab als das craniale. Dies führt zu der typischen „schwanzlastigen“ Schwimmhaltung der Gobiiden. Meist war das Absinken mit einer Rückwärtsbewegung verbunden. Der durch das Brustflossen-Schlagen erzeugte Impuls enthielt sowohl eine vertikale als auch eine horizontale, nach vorn gerichtete Komponente. Außerdem verringerte sich mit dem Flossenschlag der zur Wasseroberfläche gemessene Schwimmwinkel. Nach einem vollständigen hop-and-sink-Zyklus hatte sich somit die Position und der Schwimmwinkel des Fisches nur

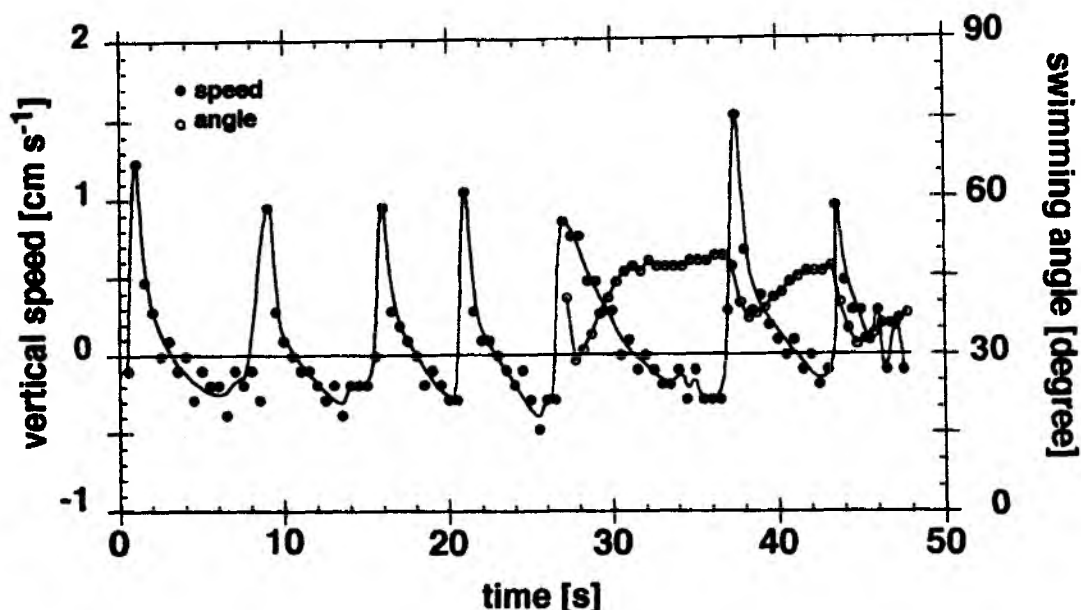


Abb. 5: Pectoralflossen-Schwimmen von *G. flavescens* (ungefüttert). Die Vertikalkomponente des Geschwindigkeitsvektors • (Referenzpunkt ist das Auge) und der Schwimmwinkel zur Horizontalen ○ ( $0^\circ$  = horizontal) sind über die Zeit aufgetragen. Der Schwimmwinkel wurde nur gemessen, wenn der Fisch parallel zur Bildebene schwamm.  $TL = 4.0$  cm,  $T = 14^\circ\text{C}$ ,  $S = 20.4$  psu, Januar 92.

wenig verändert. In Abb. 5 ist zu erkennen, daß sich der zur Wasseroberfläche gemessene Schwimmwinkel in der kurzen „hop-Phase“ schnell verringerte und in der folgenden „sink-Phase“ wieder langsam vergrößerte. Der über jeweils mehrere hop-and-sink-Zyklen gemessene, mittlere Schwimmwinkel von *G. flavescens* betrug  $44^\circ$  ( $n = 18$ ,  $SD_{n-1} = 11$ ,  $SE = 3$ ,  $\overline{TL} = 4.0$  cm). Beim horizontalen Schwimmen und beim Fressen ist der Schwimmwinkel deutlich geringer. Bei starker Strömung konnte im Freiland (Kleiner Belt) beobachtet werden, wie Schwimmgrundeln fast horizontal schwammen. Auch aktive Abwärtsbewegungen mit schräg nach unten gerichtetem Vorderende waren häufig zu sehen. Im Respirometer schwammen manchmal einzelne Fische (insbesondere *Pomatoschistus minutus*) an den Gefäßwänden auf und ab.

### 3.2 Schwimmaktivität und Respiration

#### Verlauf von Schwimmaktivität und Respiration bei *G. flavescens*

Abb. 6 zeigt die Schwimmaktivität von *Gobiusculus flavescens*, ausgedrückt als relativer Anteil der schwimmenden Fische aus einer Gruppe mit 20 Individuen. Der Versuchszeitraum erstreckte sich über je 3 Tage.

Am Tag lag der Anteil der schwimmenden Fische meist über 50 % und erreichte maximal Werte zwischen 60 und 80 %. Bei den Fütterungen mit *Artemia*-Nauplien,



die in den Abbildungen durch Pfeile gekennzeichnet sind, stieg die Schwimmaktivität auf fast 100 % an. Während der Nacht legten sich die meisten Schwimmgrundeln auf den Kammerboden oder hefteten sich mit ihren umgestalteten Ventralflossen an die Kammerwände. Nachts sank die Schwimmaktivität in den Experimenten G2a und G3a bis auf Werte unter 15 %.

Im Experiment G1a, für das die kleinsten Fische verwendet wurden, ging die Schwimmaktivität nachts nicht so weit zurück. Selbst die niedrigste, nächtliche Schwimmaktivität, die in der 2. Versuchsnacht registriert wurde, war mit 32 % noch mehr als doppelt so hoch wie jedes Nachtminimum der folgenden Versuche. Das mittlere Naßgewicht der Schwimmgrundeln aus Experiment G1a betrug 0.288 g ( $SD_n = 0.069$ ). In den Experimenten G2a und G3a waren die Fische im Mittel um 51 bzw. 34 % schwerer. Die Fische in Versuch G1a hatten auch den niedrigsten Konditionsfaktor ( $\bar{K} = 0.61$ ,  $SD_n = 0.04$ ), was wahrscheinlich vor allem auf die Gonadenreife zurückzuführen war. Die Gonaden der größeren Grundeln aus den November-Versuchen waren weiter entwickelt als die der kleineren Fische vom Oktober. Ob zwischen Gewicht und Reife einerseits und Schwimmaktivität und Respiration andererseits wirklich ein kausaler Zusammenhang besteht, kann mit dem vorliegenden Datenmaterial nicht beantwortet werden und war auch nicht Ziel der Arbeit. Bei einem Vergleich des Versuchs G1a mit den Versuchen G2a und G3a muß auch berücksichtigt werden, daß in Experiment G1a die Frequenz der Aktivitätsmessungen kleiner (alle 3 h) als in den folgenden Versuchen (stündlich) war. Dadurch wurde die Wahrscheinlichkeit verringert, die tatsächlichen Extrema der Schwimmaktivität zu erfassen.

Mit dem zeitlichen Verlauf der Schwimmaktivität ging ein korrespondierender Trend des Sauerstoffverbrauchs einher. Die in Abb. 7 durch gefüllte Kreise symbolisierten Respirationswerte entsprechen den in Abb. 6 dargestellten Aktivitätsmessungen. Die ungefüllten Kreise stehen jeweils für ein zeitgleiches, unter den selben Wasser- und Lichtbedingungen durchgeführtes Parallelexperiment. Alle Verbrauchswerte sind auf 0.37 g, das mittlere Gewicht der in den Experimenten verwendeten Schwimmgrundeln, normiert.

Zwischen den zeitgleich gemessenen Parallelgruppen wurden nur wenige markante Unterschiede in der Respirationsrate festgestellt. Fütterungen sind in Abbildung 7 durch Pfeile gekennzeichnet. Nur die Fische der mit „a“ bezeichneten Versuche wurden gefüttert. Wie nicht anders zu erwarten, wichen bei den Fütterungen die Respirationsraten der Parallelgruppen deutlich voneinander ab. Bei der gefütterten Gruppe war der spezifische  $O_2$ -Verbrauch zeitweise etwa doppelt so hoch wie bei der ungefütterten Kontrollgruppe (Abschnitt 3.3, S. 39).

Auch zwischen den zeitversetzt durchgeführten Experimenten ist eine gute Übereinstimmung zu erkennen. Im Experiment G1a, in dem die Schwimmaktivität höher war als in den folgenden Versuchen, war auch die Respirationsrate gegenüber den Experimenten G2a, G2b, G3a und G3b erhöht. Im Experiment G1b, das zeitgleich zu G1a durchgeführt wurde, war der  $O_2$ -Verbrauch ebenfalls erhöht. Die Fische von Versuch G1b hatten das zweitniedrigste Naßgewicht ( $W_w = 0.323$ ) und den niedrigsten mittleren Konditionsfaktor ( $\bar{K} = 0.60$ ) der Fischgruppen aller Experimente.

Aus den Messungen der Schwimmaktivität konnte bei Versuch G1a nicht auf einen ausgeprägten Tagesrhythmus geschlossen werden; anhand des zeitlichen Verlaufs der Respirationsrate ist die Tagesrhythmik jedoch klar erkennbar.

Am Tag stieg die mittlere Respirationsrate der aus 20 Fischen bestehenden Gruppe bis auf Werte zwischen 6 und 8  $\mu\text{mol}\cdot\text{g}_w^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$  an. Einmal wurde bei Tagesanbruch eine Respirationsrate von über 10  $\mu\text{mol}\cdot\text{g}_w^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$  gemessen (Exp. G1). So ein Ereignis kann, muß aber nicht auf eine externe Störung zurückzuführen sein. Manchmal führte ein einzelner Fisch ohne ersichtlichen Grund eine schnelle Beschleunigung durch. Es wurde beobachtet, wie sich solche abrupten Bewegungen auf andere Fische übertrugen und sich als Kettenreaktion in der Gruppe ausbreiteten. Bei den Versuchsgruppen G2a, G2b, G3a und G3b ging nachts der mittlere  $\text{O}_2$ -Verbrauch von *G. flavescens* auf bis zu ca. 4  $\mu\text{mol}\cdot\text{g}_w^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$  zurück. Die Minimalwerte lagen, außer in der jeweils ersten Nacht, innerhalb des 95 %-Vertrauensbereichs (gestrichelte Linien) des durch lineare Regression zwischen Aktivität und  $\text{O}_2$ -Verbrauch ermittelten Standardstoffwechsels, auf den weiter unten eingegangen wird (Abb. 18). Bei den kleineren und aktiveren Fischen der Versuche G1a und G1b blieb der Energiestoffwechsel nachts auf einem etwas höheren Niveau, die obere Vertrauensschranke des indirekt ermittelten Standardstoffwechsels (s.u.) wurde nur knapp erreicht.

### Verlauf von Schwimmaktivität und Respiration bei *P. minutus*

In den Abbildungen 8 und 9 ist der Zeitverlauf von Schwimmaktivität und Respiration für die Sandgrundel dargestellt. *Pomatoschistus minutus* zeigte im Gegensatz zu *Gobiusculus flavescens* die höchste Schwimm- und Stoffwechselaktivität in den Nachtstunden. Bei einer Gruppengröße von 10 Individuen erreichte der Anteil der schwimmenden Fische in der Nacht 60–80 %. Während des Tages legten sich die Sandgrundeln häufiger auf den Boden oder verbargen sich in einer Röhre; sie hefteten sich aber nur sehr selten an senkrechte Wände. Ein Eingraben im Sand — wie es für einige demersale Fischarten typisch ist — wurde unter normalen Bedingungen ebenfalls nicht beobachtet. Nur wenn die Sandgrundeln durch das Öffnen oder Verschließen der Kammern gestört wurden, gruben sich einige Tiere im Sand ein<sup>9</sup>. Am ausgeprägtesten war die Tag-Nacht-Rhythmik der Schwimmaktivität im letzten Experiment (P3a). In diesem Versuch ging tagsüber der Anteil der schwimmenden Fische zeitweise auf unter 5 % zurück, nachts stieg die Schwimmaktivität bis auf über 60 % an. Die Aktivitätsmessungen des Versuchs P2a zeigten die gleiche Tendenz, die Schwimmaktivität war jedoch auf einem höheren Niveau, und die Unterschiede zwischen Tag und Nacht waren nicht ganz so groß. Beim ersten Versuch (P1a), der nur 2 Tage dauerte, ist die Rhythmik weniger stark ausgeprägt.

Die Tagesrhythmik der Schwimmaktivität spiegelte sich auch bei *P. minutus* im  $\text{O}_2$ -Verbrauch wider. Um die Stoffwechselaktivität von *P. minutus* mit der von *G. flavescens* vergleichen zu können, beziehen sich die in Abb. 9 dargestellten Respirationswerte ebenfalls auf ein Fischgewicht von 0.37 g. In allen *Pomatoschistus*-

<sup>9</sup>Im Hälterungsbecken grub sich auch *G. flavescens* im Sand ein, wenn eine massive Störung vorlag.

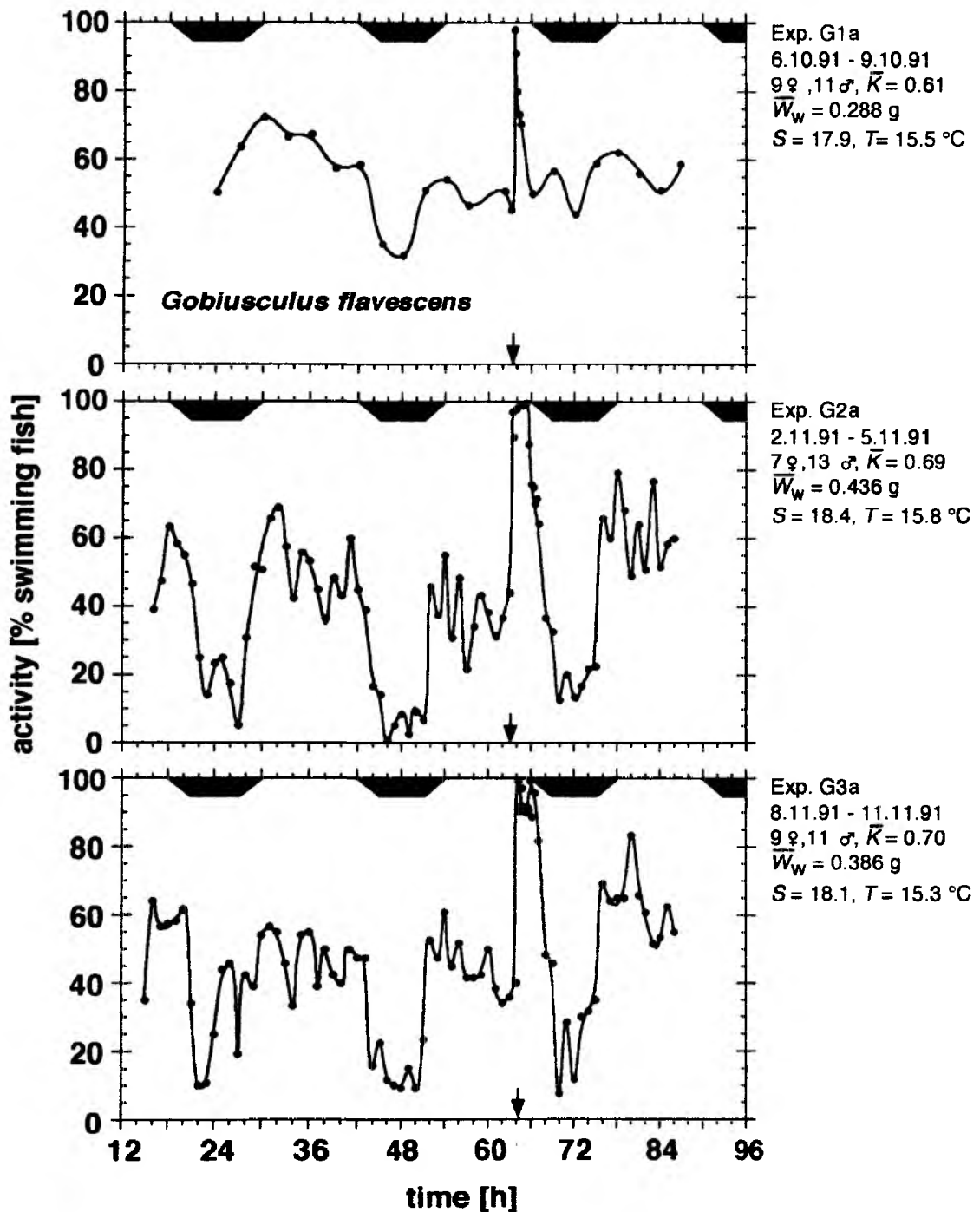


Abb. 6: Zeitlicher Verlauf der Schwimmaktivität von *Gobiusculus flavescens* (Anteil der schwimmenden Fische aus einer Gruppe von 20 Grundeln). Fütterungen sind durch Pfeile gekennzeichnet. Der Beginn der Zeitachse stimmt mit 12 Uhr Mittag des ersten Versuchstags überein. Datum, Geschlechterverhältnis, mittlerer Konditionsfaktor ( $\bar{K}$ ), mittleres Naßgewicht ( $\bar{W}_w$ ), Salzgehalt ( $S$ ) und Temperatur ( $T$ ) sind jeweils angegeben. Die Dunkel- und Dämmerungsphasen sind durch schwarze Balken angedeutet.

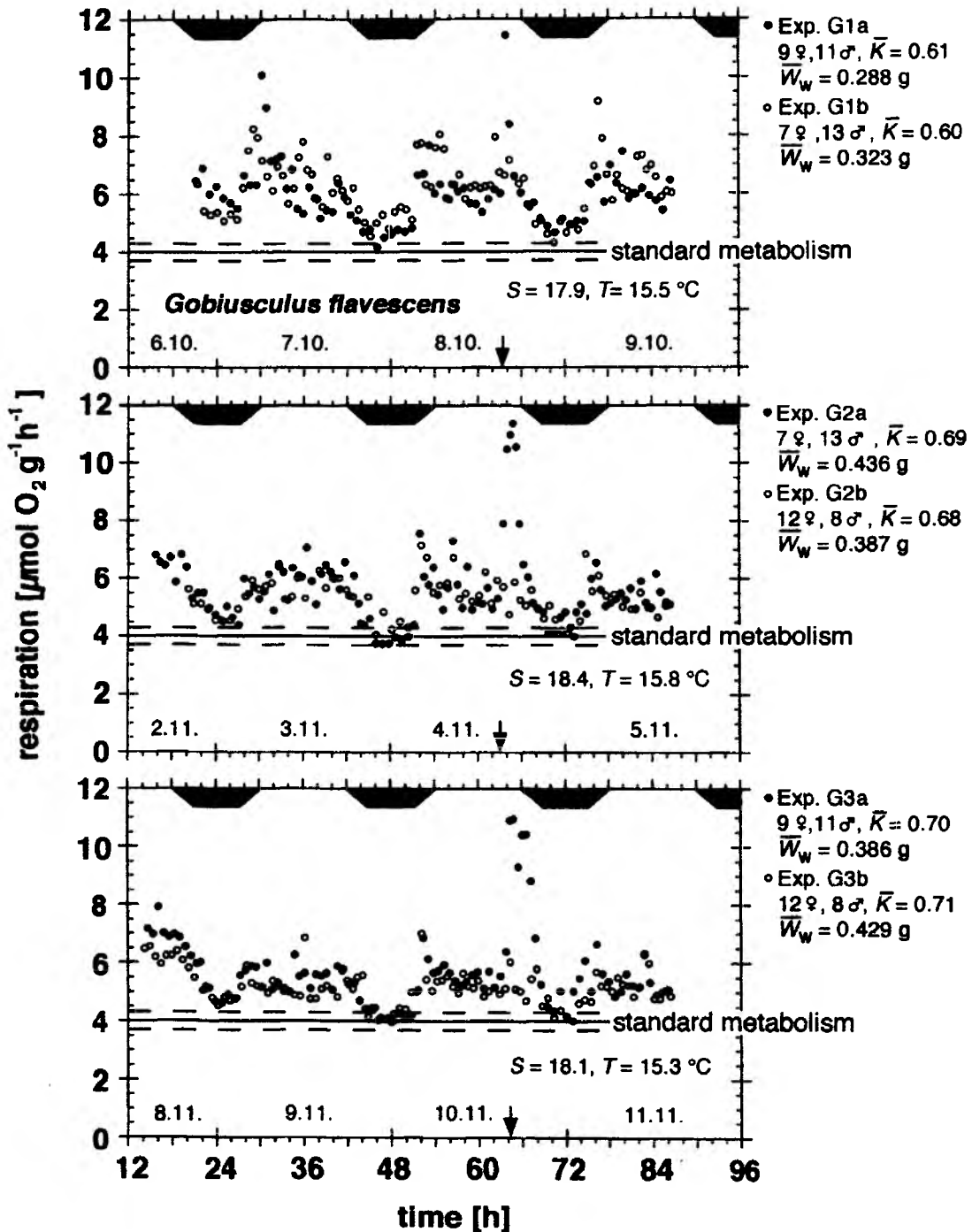
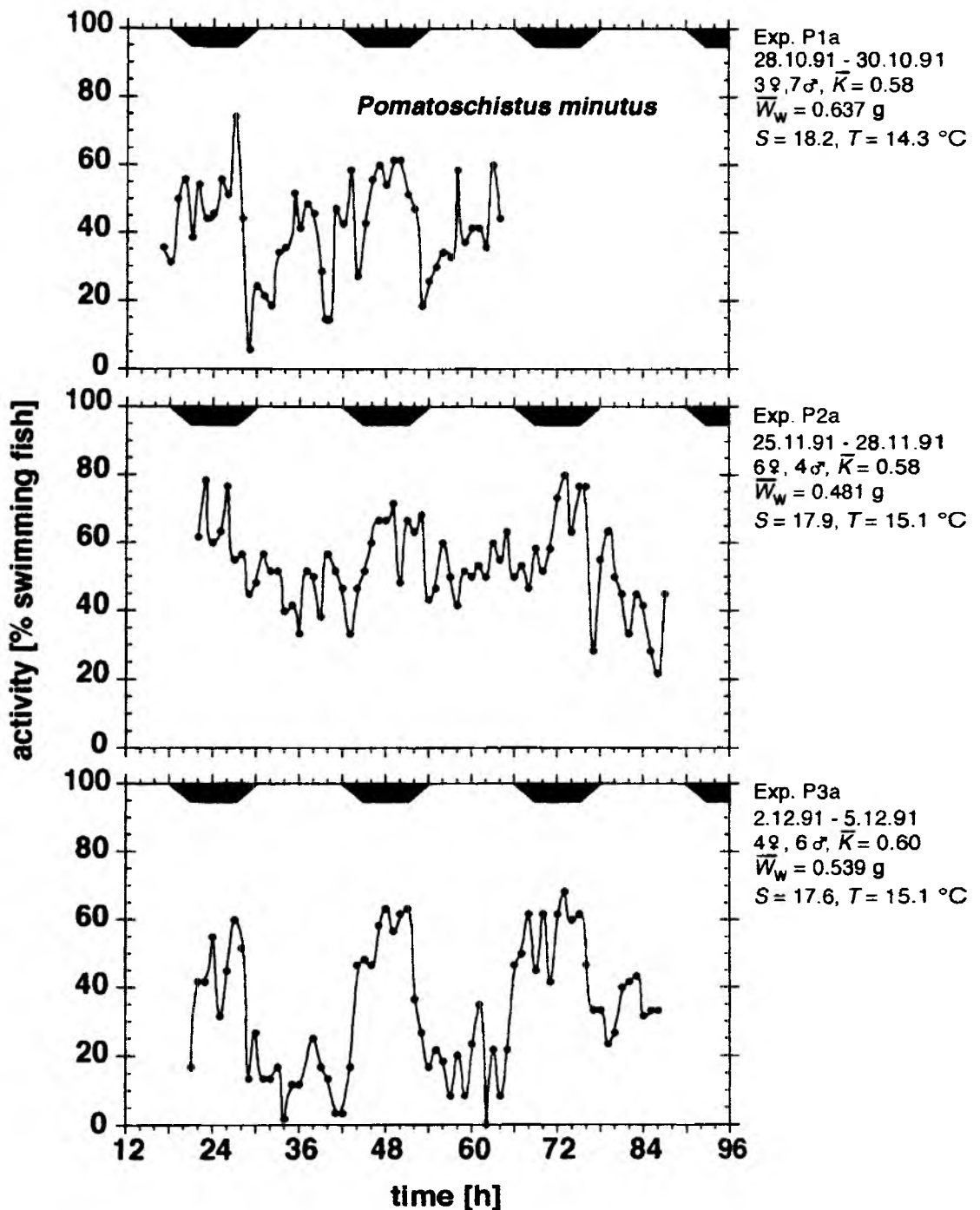


Abb. 7:  $\text{O}_2$ -Verbrauch von *Gobiusculus flavescens* (Gruppengröße: 20 Fische), bezogen auf ein Fischgewicht von 0.37 g. Die gefüllten und ungefüllten Kreise stellen Parallelexperimente dar. Fütterungen sind durch Pfeile markiert. Nur die Fische in den mit • gekennzeichnet Experimenten wurden gefüttert. Datum, Geschlechterverhältnis, mittlerer Konditionsfaktor ( $\bar{K}$ ), mittleres Naßgewicht ( $\bar{W}_w$ ), Salzgehalt ( $S$ ) und Temperatur ( $T$ ) sind jeweils angegeben. Dunkel- und Dämmerungsphasen sowie der Standardmetabolismus mit 95 %-Vertrauensbereich sind eingezeichnet.



**Abb. 8:** Zeitlicher Verlauf der Schwimmaktivität von *Pomatoschistus minutus* (Anteil der schwimmenden Fische aus einer Gruppe von 10 Grundeln). Der Beginn der Zeitachse stimmt mit 12 Uhr Mittag des ersten Versuchstags überein. Datum, Geschlechterverhältnis, mittlerer Konditionsfaktor ( $\bar{K}$ ), mittleres Naßgewicht ( $\bar{W}_w$ ), Salzgehalt ( $S$ ) und Temperatur ( $T$ ) sind jeweils angegeben. Die Dunkel- und Dämmerungsphasen sind durch schwarze Balken angedeutet.

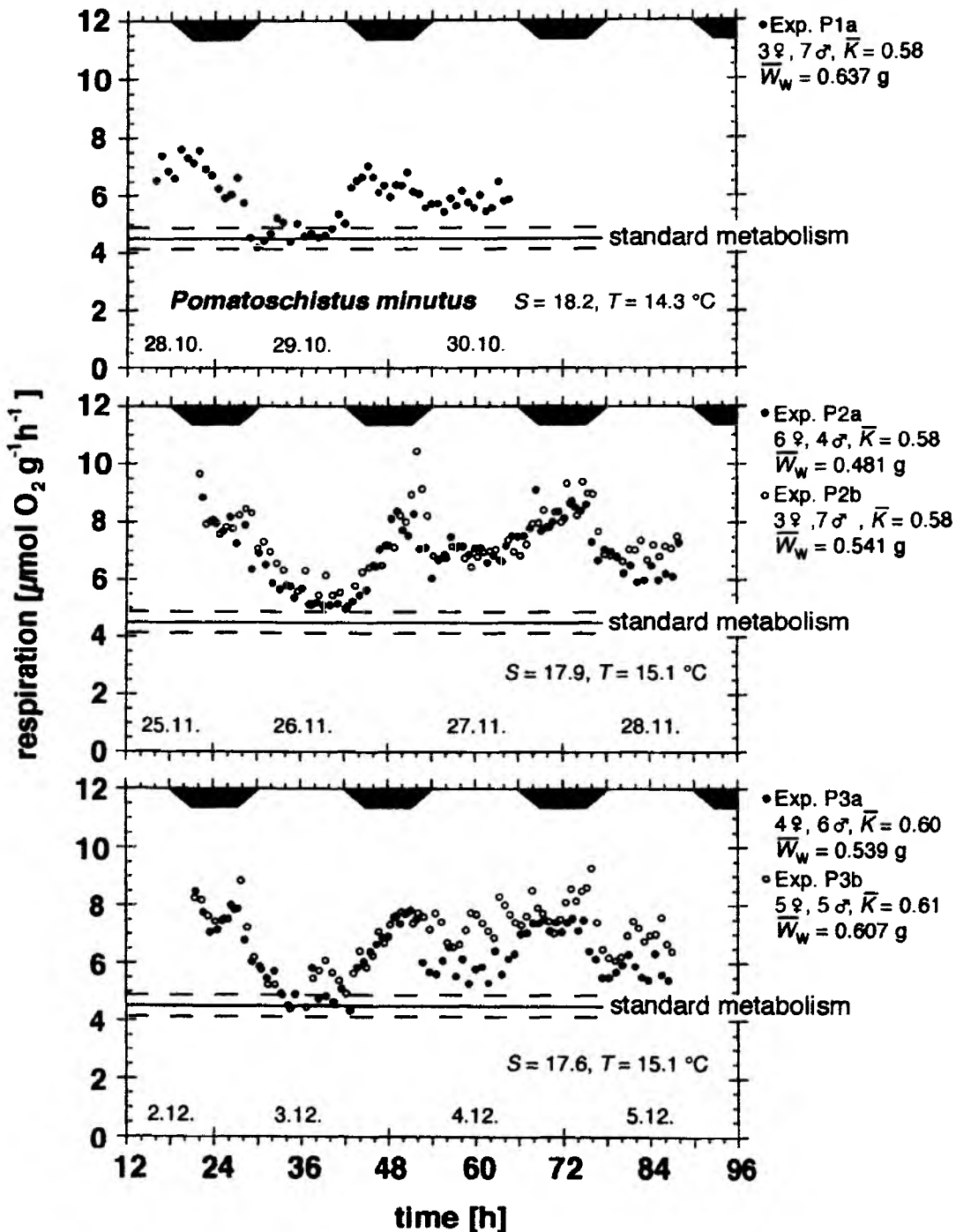


Abb. 9:  $\text{O}_2$ -Verbrauch von *Pomatoschistus minutus* (Gruppengröße: 10 Fische), korrigiert auf ein Gewicht von 0.37 g. Die gefüllten und ungefüllten Kreise stellen Parallelexperimente dar. Datum, Geschlechterverhältnis, mittlerer Konditionsfaktor ( $\bar{K}$ ), mittleres Naßgewicht ( $\bar{W}_w$ ), Salzgehalt ( $S$ ) und Temperatur ( $T$ ) sind jeweils angegeben. Die Dunkel- und Dämmerungsphasen sowie der Standardmetabolismus mit 95 %-Vertrauensbereich sind eingezeichnet.

Versuchen wurde in der ersten Lichtphase die niedrigste Respirationsrate registriert. Sie erreichten im ersten Experiment (P1a) und in beiden Parallelen des dritten Versuchs (P3a und P3b) den aus der Beziehung zwischen Schwimmaktivität und  $O_2$ -Verbrauch ermittelten Standardmetabolismus (s.u.) von  $4.5 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . In den Versuchen P2a und P2b wurden in der ersten Lichtphase etwas höhere Respirationen gemessen ( $\geq 5 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ) als in den zuerst genannten Experimenten. Dies korreliert mit einer gegenüber den anderen Versuchen erhöhten Schwimmaktivität, die an diesem Tag (26.11.91) in Versuch P2a nicht unter 30 % fiel, während in den Versuchen P1a und P3a zeitweise weniger als 10 % der Fische schwammen. In der 2. und 3. Lichtphase wurde in allen Versuchen eine höhere Respirationsrate gemessen als in der ersten. Dieser Trend ist nicht durch eine entsprechende Änderung des relativen Anteils der schwimmenden Fische zu erklären.

Die während der nächtlichen Aktivitätsphase registrierten Respirationsmaxima lagen vornehmlich zwischen 7 und  $9 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ , in wenigen Fällen auch darüber (bis maximal  $10.5 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ). Im Gegensatz zu den Tagesminima zeigten die Nachtmaxima mit dem Verlauf der Versuche keine ansteigende Tendenz.

### Tagesrhythmus von *Gobiusculus flavescens*

Die Abbildungen 10 und 11 zeigen den mittleren Tagesverlauf der Schwimm- und Stoffwechselaktivität von *G. flavescens*. Die Meßwerte wurden in 24 Klassen von je einer Stunde Dauer eingeteilt und die Mittelwerte mit Standardfehler aufgetragen. Sowohl die ersten drei Stunden nach dem Einsetzen der Tiere als auch die Messungen während und nach den Fütterungen blieben unberücksichtigt. Zwischen 21<sup>30</sup> und 2<sup>30</sup> Uhr, bei einer mit den verfügbaren Lichtsensoren nicht meßbaren Beleuchtungsstärke (Abschnitt 2.2.1, S. 12), zeigte *G. flavescens* eine Phase geringer Aktivität. Im Mittel legten sich mehr als 77 % der Schwimmgrundeln auf den Boden oder hefteten sich an die Kammerwände. Der mittlere  $O_2$ -Verbrauch lag in diesem Zeitraum zwischen  $4.6$  und  $4.7 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ .

Mit der Morgendämmerung stieg die Schwimmaktivität an und erreichte um 6<sup>00</sup> Uhr, bei einer Beleuchtungsstärke von ca. 20–50 lx, ein Maximum von 62 %. Bereits 2 Stunden zuvor, um 4<sup>00</sup> Uhr, erreichte der  $O_2$ -Verbrauch nach einem steilen Anstieg den Höchstwert von  $6.5 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ; die Beleuchtungsstärke betrug zu diesem Zeitpunkt ca. 1 lx. Anhand des hier verwendeten Aktivitätskriteriums (schwimmen oder nicht schwimmen) kann nicht entschieden werden, ob das Vorausschießen des Respirationsmaximums auf eine höhere Bewegungsaktivität der schwimmenden Fische oder auf endogene Faktoren zurückzuführen ist.

Der Anteil der schwimmenden Fische blieb bis um 19<sup>00</sup> Uhr oberhalb von 40 %. Im Tagesverlauf traten zwei weitere, schwach ausgeprägte Maxima (relative Modalwerte) in der Schwimmaktivität auf: das erste um die Mittagszeit ( $E > 100$  lx) und das zweite abends um ca. 17<sup>00</sup> Uhr ( $E = 58$  lx). Die Standardfehler dieser Maxima überschneiden sich nicht mit den Standardfehlern der dazwischen liegenden Minima. Die Verteilung der mittleren Schwimmaktivität über 24 Stunden kann somit als mul-

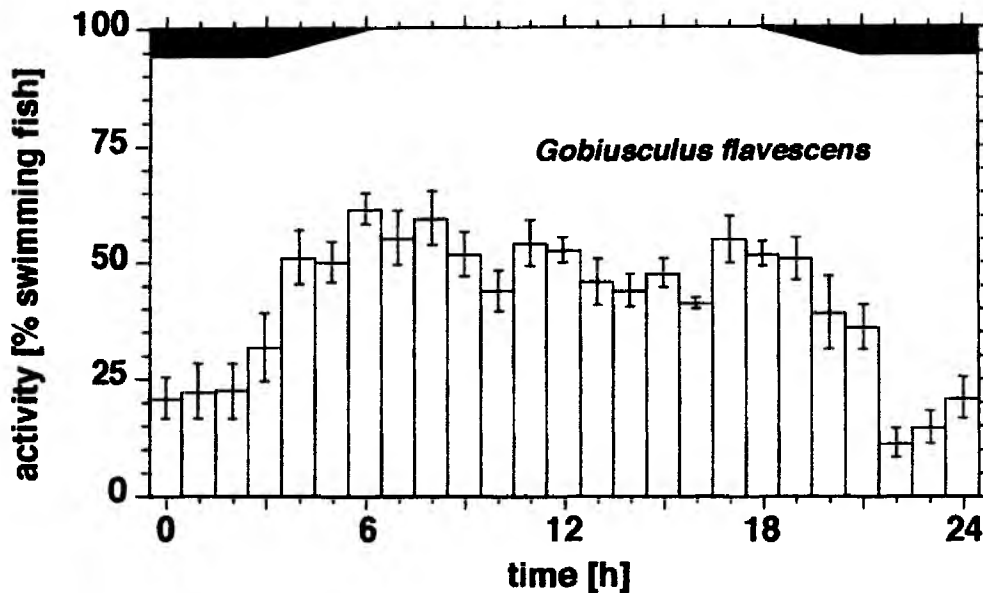


Abb. 10: Mittlerer Tagesverlauf der Schwimmaktivität (Anteil der schwimmenden Individuen) von *Gobiusculus flavescens* aus den Exp. G1a, G2a und G3a. Gruppengröße = 20 Fische,  $\bar{W}_w = 0.37$  g,  $T \approx 15.5$  °C,  $S \approx 18.1$  psu. Die Standardfehler der Mittelwerte sind eingezeichnet; die Dunkel- und Dämmerungsphasen werden durch die schwarzen Keile an der Diagrammoberseite symbolisiert.

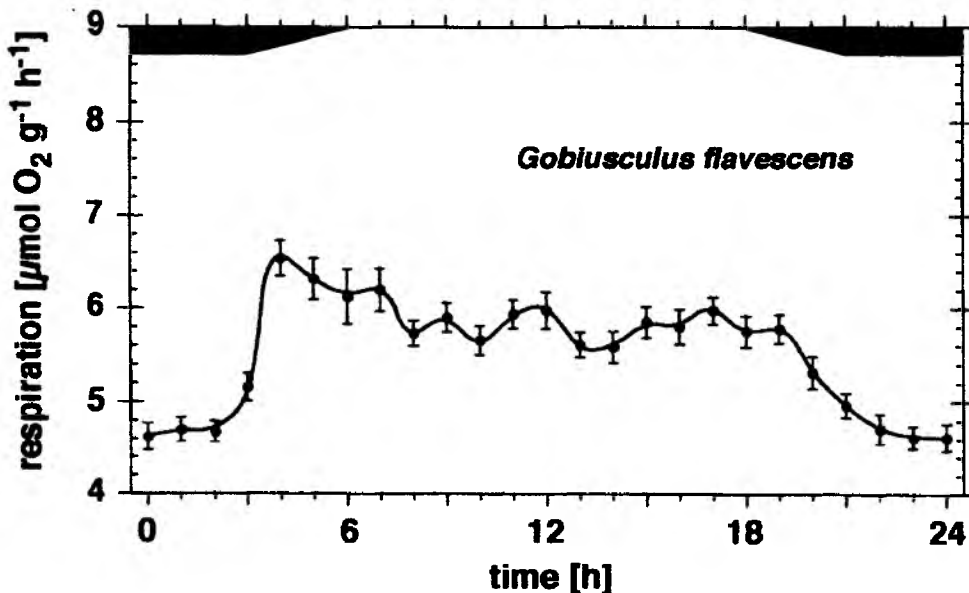


Abb. 11: Mittlerer Tagesverlauf des O<sub>2</sub>-Verbrauchs von *Gobiusculus flavescens* aus allen Experimenten. Gruppengröße = 20 Fische,  $\bar{W}_w = 0.37$  g,  $T \approx 15.5$  °C,  $S \approx 18.1$  psu. Die Standardfehler der Mittelwerte sind eingezeichnet; die Dunkel- und Dämmerungsphasen werden durch die schwarzen Keile an der Diagrammoberseite symbolisiert.



*timodal* bezeichnet werden. Mit den Maxima der Schwimmaktivität korrespondierten Phasen erhöhter Stoffwechselaktivität im Tagesgang des Sauerstoffverbrauchs.

Um 21<sup>00</sup> Uhr ( $E = 1$  lx) schwammen im Mittel noch 36 % der Fische, danach fiel die mittlere Schwimmaktivität steil auf den absoluten Minimalwert von 11 % ab (22<sup>00</sup> Uhr,  $E \ll 1$  lx). Im weiteren Verlauf der Nacht nahm die Schwimmaktivität langsam, aber stetig wieder etwas zu. Die Respirationsrate zeigte abends einen ähnlichen Verlauf, allerdings nahm sie im Gegensatz zur Aktivität nicht abrupt ab, sondern näherte sich zwischen 19<sup>00</sup> und 22<sup>00</sup> Uhr allmählich dem Nachtniveau an.

In den Tabellen 14 und 15 sind die Schwimmaktivität und die Respiration von *G. flavescens* für verschiedene Tagesabschnitte (Morgendämmerung, Tag, Abenddämmerung und Nacht) zusammengefaßt. Die Beleuchtungsstärke-Bereiche, die den verschiedenen Tageszeiten entsprachen, sind aufgeführt. Von 3<sup>30</sup> bis 20<sup>30</sup> Uhr war die mittlere Schwimmaktivität größer als 43 %, und die mittlere Respirationsrate war höher als  $5.5 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Nur in der Zeit von 20<sup>30</sup> bis 3<sup>30</sup> Uhr, als die Beleuchtungsstärke weit unter 1 lx lag, war die Schwimm- und Stoffwechselaktivität drastisch reduziert. Im Mittel schwammen in diesem Zeitraum nur 24 % ( $SE = 2.3$ ) der Schwimmgrundeln, und die Fische verbrauchten durchschnittlich nur  $4.8 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  ( $SE = 0.05$ ). Betrachtet man statt der arithmetischen Mittel die Mediane der Schwimmaktivität, die weniger stark von Extremwerten beeinflusst werden, so ergibt sich ein noch klareres Bild: Am Tag und während der Dämmerungsphasen schwammen mehr als 48 % der Schwimmgrundeln, nachts dagegen nur ca. 22 %, also weniger als halb so viele Fische. Bei den Respirationsdaten sind die Mediane um 0.5 bis 3.1 % kleiner als die Mittelwerte, was auf eine etwas linkssteile Verteilung hinweist.

### Tagesrhythmus von *Pomatoschistus minutus*

Die Abbildungen 12 und 13 zeigen den Tagesverlauf der Schwimm- und Stoffwechselaktivität von *P. minutus*. Um die Respirationsraten der beiden Grundelarten vergleichen zu können, wurden die  $\text{O}_2$ -Verbrauchswerte auf das mittlere Gewicht der Schwimmgrundeln (0.37 g) normiert. Die Anfangsphase der Versuche (3 h) wurde nicht berücksichtigt. Zwischen 21<sup>30</sup> und 4<sup>30</sup> Uhr betrug der mittlere Anteil der schwimmenden Sandgrundeln 53–64 %, der  $\text{O}_2$ -Verbrauch lag in dieser Zeit zwischen  $7.2$  und  $7.8 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Ein ausgedehntes Maximum von Schwimm- und Stoffwechselaktivität wurde in den späten Nachtstunden bis zum Beginn der Morgendämmerung registriert (Mitternacht bis ca. 4<sup>00</sup> Uhr,  $E \leq 1$  lx). Mit zunehmender Helligkeit sank die Schwimmaktivität steil auf das Minimum von 30 % (5<sup>00</sup> Uhr,  $E = 7$  lx). Der  $\text{O}_2$ -Verbrauch folgte dieser Abnahme in gedämpfter Form. Zwischen 5<sup>30</sup> und 18<sup>30</sup> Uhr ( $20 \text{ lx} \leq E \leq 110 \text{ lx}$ ) blieben die Schwimmaktivität (30–42 %) und die Respiration ( $5.9$ – $6.3 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ) auf einem fast gleichbleibenden, niedrigen Niveau, um dann in der Abenddämmerung (nach 18<sup>30</sup> Uhr,  $E \leq 20 \text{ lx}$ ) wieder langsam anzusteigen.

In den Tabellen 16 und 17 sind die Schwimmaktivität und die Respiration von *P. minutus* für verschiedene Tagesabschnitte (Morgendämmerung, Tag,

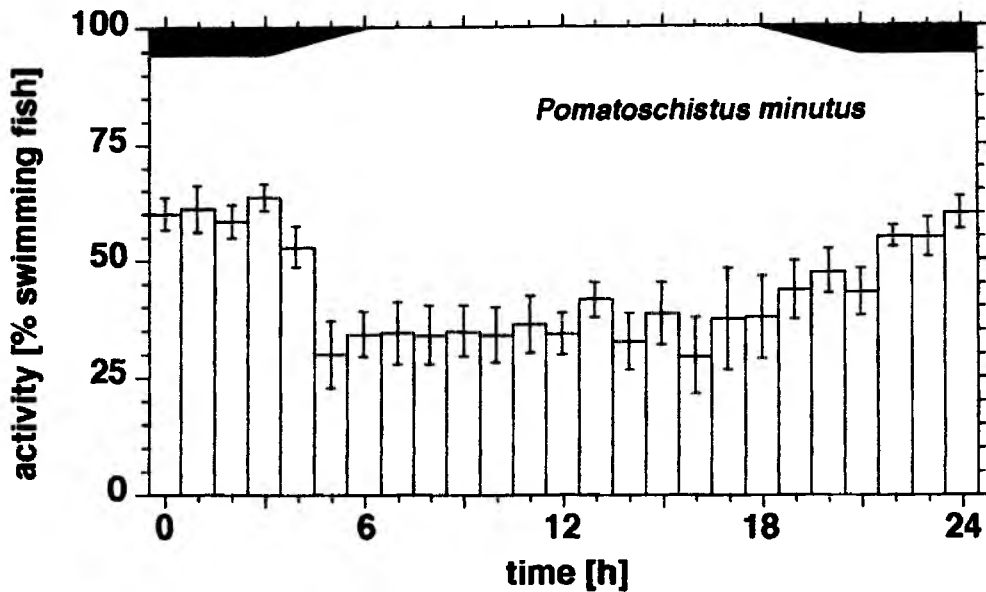


Abb. 12: Mittlerer Tagesverlauf der Schwimmaktivität (Anteil der schwimmenden Fische) von *Pomatoschistus minutus* aus den Exp. P1a, P2a und P3a. Gruppengröße = 10 Fische,  $\bar{W}_w = 0.56$  g,  $T \approx 14.9$  °C,  $S \approx 17.8$  psu. Die Standardfehler der Mittelwerte sind eingezeichnet; die Dunkel- und Dämmerungsphasen werden durch die schwarzen Keile an der Diagrammoberseite symbolisiert.

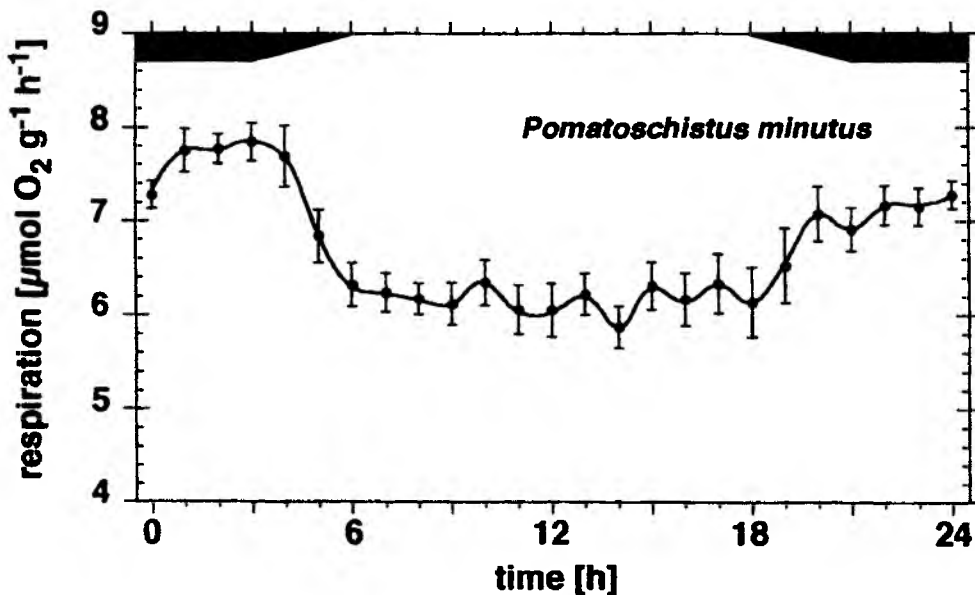


Abb. 13: Mittlerer Tagesverlauf des  $O_2$ -Verbrauchs von *Pomatoschistus minutus* aus allen Experimenten. Gruppengröße = 10 Fische,  $\bar{W}_w = 0.56$  g, rückberechnet auf 0.37 g,  $T \approx 14.9$  °C,  $S \approx 17.8$  psu. Die Standardfehler der Mittelwerte sind eingezeichnet; die Dunkel- und Dämmerungsphasen werden durch die schwarzen Keile an der Diagrammoberseite symbolisiert.

Abenddämmerung und Nacht) zusammengefaßt. Nachts, bei einer Beleuchtungsstärke unter 1 lx, schwammen im Mittel 57 % ( $SE = 1.7$ ) der Sandgrundeln, und der  $O_2$ -Verbrauch lag im Durchschnitt bei  $7.5 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  ( $SE = 0.07$ ). Tagsüber, wenn die Beleuchtungsstärke zwischen 20 und 110 lx lag, betrug die Schwimmaktivität dagegen nur 35 % ( $SE = 1.7$ ), und die Sandgrundeln veratmeten  $6.2 \mu\text{mol} O_2 \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . In den Dämmerungsphasen lagen die Mittelwerte für die Schwimm- und Stoffwechselaktivität zwischen den Tag- und den Nachtwerten. Bei der Schwimmaktivität liegen die Medianwerte generell etwas über den Mittelwerten. Beim Sauerstoffverbrauch weichen die Medianwerte nur in der Abenddämmerung nennenswert von den arithmetischen Mittelwerten ab.

### $O_2$ -Verbrauch in Ruhe und beim Schwimmen

In den Abbildungen 18 und 19 ist der Sauerstoffverbrauch von *Gobiusculus flavescens* und *Pomatoschistus minutus* gegen den prozentualen Anteil der schwimmenden Fische aufgetragen. Die zu den Aktivitätswerten zeitlich eng korrespondierenden Respirationsraten wurden aus möglichst kurzen Meßintervallen (10 min) ermittelt. Die Regressionsgerade mit dem 95 %-Vertrauensbereich ist jeweils eingezeichnet. Die Geradengleichungen lauten:

$$\begin{aligned} G. \text{ flavescens: } & y = 4.0 + 0.040x \quad (n = 98, r^2 = 0.54) \\ P. \text{ minutus: } & y = 4.5 + 0.043x \quad (n = 164, r^2 = 0.41) \end{aligned}$$

Dabei ist  $x$  der prozentuale Anteil der schwimmenden Fische und  $y$  der spezifische Sauerstoffverbrauch in  $\mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ .

Die hier dargestellten Beziehungen zwischen Schwimmaktivität und Respiration sagen primär nur etwas über den Metabolismus einer Gruppe von Fischen aus. Der  $O_2$ -Verbrauch der Gruppe setzt sich aus den Stoffwechselleistungen einzelner Individuen zusammen. Die Respirationsrate der Einzelfische läßt sich wiederum in den Energiebedarf zur Aufrechterhaltung der basalen Körperfunktionen (Standardstoffwechsel) und den Energiebedarf für die Bewegungsaktivität gliedern. In der vorliegenden Arbeit wurden zwei diskrete Aktivitätsniveaus unterschieden: „schwimmen“ und „nicht schwimmen“. Die durchschnittliche Respirationsrate eines Einzelfisches bei diesen Aktivitätsniveaus läßt sich mit Hilfe der Parameter aus den vorgestellten Geradengleichungen abschätzen. Der y-Achsenabschnitt ist die Respirationsrate bei 0 % Schwimmaktivität, das ist der Zustand, wenn alle Fische am Boden liegen oder sich an die Gefäßwände geheftet haben. Die Achsenabschnitte können somit als Schätzwerte für den Standardmetabolismus verwendet werden. 100 % Schwimmaktivität ist der Zustand, wenn die ganze Gruppe von Fischen schwimmt. Der spezifische Sauerstoffverbrauch bei 100 % Schwimmaktivität gibt folglich einen Schätzwert für die durchschnittliche Respirationsrate eines schwimmenden Einzelfisches. Ohne äußeren Einfluß wurde dieser Zustand in den Experimenten mit *G. flavescens* und *P. minutus* nie beobachtet. Um den Energieverbrauch eines schwimmenden Fisches abzuschätzen, muß deshalb die Regressionsgerade zwischen der Schwimmaktivität der Gruppe und dem  $O_2$ -Verbrauch bis 100 % extrapoliert werden. Die

**Tabellen 14 bis 17:** Schwimmaktivität und  $O_2$ -Verbrauch von *Gobiusculus flavescens* und *Pomatoschistus minutus* zu verschiedenen Tageszeiten. Die Schwimmaktivität ist als prozentualer Anteil der schwimmenden Fische angegeben. Die Experimente wurden mit Gruppen zu je 20 (*G. flavescens*) bzw. 10 Fischen (*P. minutus*) durchgeführt. Der spezifische  $O_2$ -Verbrauch ist in  $\mu\text{mol}\cdot\text{g}_w^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$  angegeben und bezieht sich in allen Fällen auf das mittlere Naßgewicht der Schwimmgrundeln (0.37 g). Das tatsächliche mittlere Gewicht der Sandgrundeln betrug 0.56 g. Zur Charakterisierung der zentralen Tendenz sind die Mittel- und Medianwerte angegeben. Als Streuungsmaße wurden Minimum, Maximum und die geschätzte Standardabweichung der Grundgesamtheit ausgewählt. Außerdem sind der Standardfehler des Mittelwerts und der Stichprobenumfang  $n$  aufgeführt.  $n$  ist im Fall der Schwimmaktivität die Anzahl der ausgewerteten Videosequenzen (Dauer: mindestens je 3 min); beim  $O_2$ -Verbrauch ist  $n$  die Anzahl der ausgewerteten Schaltzyklen. Die Beleuchtungsstärke  $E$  wurde unmittelbar über der Oberfläche des Wasserbads gemessen.

**Tab. 14: Schwimmaktivität von *Gobiusculus flavescens* [%]**

Zeit [h]	$E$ [lx]	Mittel	Median	Min	Max	$SD_{n-1}$	$SE$	$n$
3 <sup>30</sup> – 5 <sup>30</sup>	< 1 – 20	50.6	49.6	30.8	69.2	12.2	3.5	12
5 <sup>30</sup> – 18 <sup>30</sup>	20 – 110	51.6	51.1	21.7	83.3	11.7	1.3	79
18 <sup>30</sup> – 20 <sup>30</sup>	20 – < 1	43.8	47.9	15.8	61.7	16.6	5.3	10
20 <sup>30</sup> – 3 <sup>30</sup>	$\ll$ 1	23.8	21.7	0.8	63.9	16.0	2.3	49

**Tab. 15:  $O_2$ -Verbrauch von *Gobiusculus flavescens* [ $\mu\text{mol}\cdot\text{g}_w^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ]**

Zeit [h]	$E$ [lx]	Mittel	Median	Min	Max	$SD_{n-1}$	$SE$	$n$
3 <sup>30</sup> – 5 <sup>30</sup>	< 1 – 20	6.42	6.22	5.06	9.16	0.95	0.15	41
5 <sup>30</sup> – 18 <sup>30</sup>	20 – 110	5.86	5.71	4.68	10.11	0.79	0.05	235
18 <sup>30</sup> – 20 <sup>30</sup>	20 – < 1	5.53	5.50	4.41	6.88	0.68	0.12	32
20 <sup>30</sup> – 3 <sup>30</sup>	$\ll$ 1	4.79	4.72	3.75	6.86	0.58	0.05	113

**Tab. 16: Schwimmaktivität von *Pomatoschistus minutus* [%]**

Zeit [h]	$E$ [lx]	Mittel	Median	Min	Max	$SD_{n-1}$	$SE$	$n$
3 <sup>30</sup> – 5 <sup>30</sup>	< 1 – 20	41.4	44.6	5.7	76.7	19.9	5.0	16
5 <sup>30</sup> – 18 <sup>30</sup>	20 – 110	35.2	37.1	0.0	36.3	16.1	1.7	95
18 <sup>30</sup> – 20 <sup>30</sup>	20 – < 1	45.5	48.3	16.7	61.7	13.3	3.9	12
20 <sup>30</sup> – 3 <sup>30</sup>	$\ll$ 1	56.9	58.3	16.7	80.0	11.8	1.7	50

**Tab. 17:  $O_2$ -Verbrauch von *Pomatoschistus minutus* [ $\mu\text{mol}\cdot\text{g}_w^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ]**

Zeit [h]	$E$ [lx]	Mittel	Median	Min	Max	$SD_{n-1}$	$SE$	$n$
3 <sup>30</sup> – 5 <sup>30</sup>	< 1 – 20	7.25	7.24	4.54	10.44	1.30	0.23	33
5 <sup>30</sup> – 18 <sup>30</sup>	20 – 110	6.18	6.16	3.73	8.31	0.92	0.07	188
18 <sup>30</sup> – 20 <sup>30</sup>	20 – < 1	6.86	7.06	4.37	9.12	1.14	0.24	23
20 <sup>30</sup> – 3 <sup>30</sup>	$\ll$ 1	7.46	7.53	5.66	9.40	0.81	0.08	104

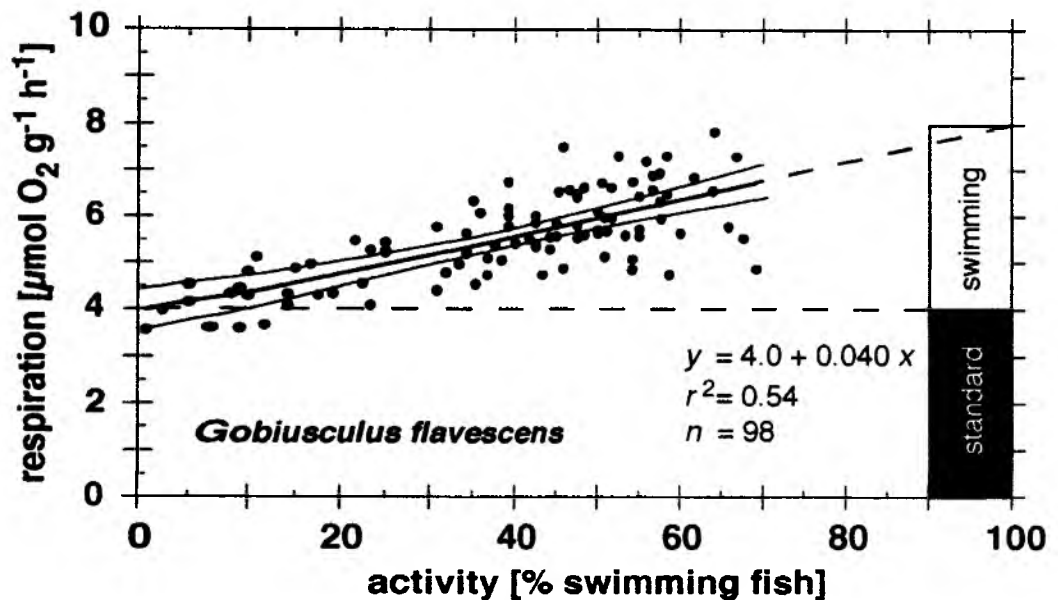


Abb. 18:  $O_2$ -Verbrauch von *Gobiusculus flavescens* in Abhängigkeit vom Anteil der schwimmenden Fische (Exp. G1a, G2a und G3a). Die Regressionsgerade ist mit dem 95 %-Vertrauensbereich eingezeichnet. Der Achsenabschnitt dient als Schätzwert für den Standardmetabolismus. Durch Extrapolation der Regressionsgeraden bis 100 % wird der Energieverbrauch bei spontaner Schwimmaktivität bestimmt. 20er-Gruppen,  $\bar{W}_w = 0.37$  g,  $T \approx 15.5$  °C,  $S \approx 18.1$  psu.

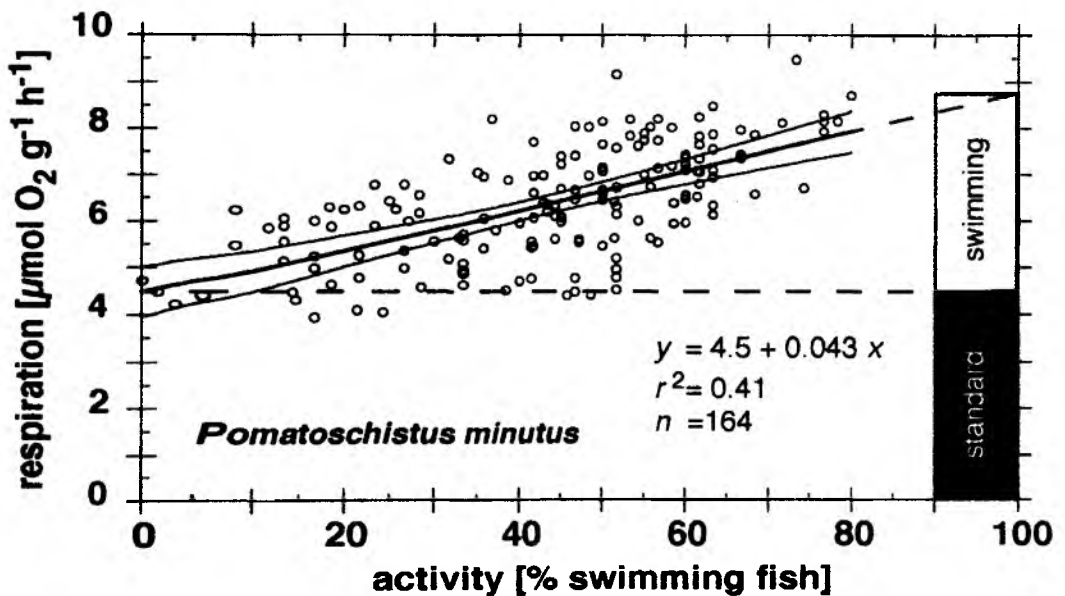


Abb. 19:  $O_2$ -Verbrauch von *Pomatoschistus minutus* in Abhängigkeit vom Anteil der schwimmenden Fische (Exp. P1a, P2a und P3a). Die Regressionsgerade ist mit dem 95 %-Vertrauensbereich eingezeichnet. Der Achsenabschnitt dient als Schätzwert für den Standardmetabolismus. Durch Extrapolation der Regressionsgeraden bis 100 % wird der Energieverbrauch bei spontaner Schwimmaktivität bestimmt. 10er-Gruppen,  $\bar{W}_w = 0.56$  g, rückberechnet auf 0.37 g,  $T \approx 14.9$  °C,  $S \approx 17.8$  psu.

Extrapolationen sind in den Abbildungen 18 und 19 durch unterbrochene Linien gekennzeichnet.

Die Steigungen der Geraden (multipliziert mit 100) geben an, wie hoch der *zusätzliche* Energieverbrauch beim Schwimmen ist. Man erhält diesen Wert auch, indem man die Regressionsgeraden bis 100 % Aktivität extrapoliert und davon den Standardstoffwechsel subtrahiert. Die in den Diagrammen dargestellten Säulen sollen veranschaulichen, wie sich die durchschnittliche Respirationsrate *eines* schwimmenden Fisches in idealisierter Weise aus dem Standardmetabolismus und den energetischen Kosten für die Schwimmaktivität zusammensetzt. Voraussetzung dafür ist, daß die Respirationsrate eines schwimmenden Fisches nur wenig von der Gesamtzahl der schwimmenden Tiere abhängt, und daß der Standardmetabolismus einen *quasi* konstanten Anteil am gesamten Stoffwechsel ausmacht.

Nach dem beschriebenen Verfahren wurde für den Standardmetabolismus von *G. flavescens* ein  $O_2$ -Verbrauch ( $\pm 95$  %-Vertrauensbereich) von  $4.0 \pm 0.3 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  und für *P. minutus* ein  $O_2$ -Verbrauch von  $4.5 \pm 0.4 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  ermittelt. Beim Schwimmen verbrauchten Schwimm- und Sandgrundeln etwa doppelt soviel  $O_2$  wie in Ruhe (8.0 bzw. 8.8  $\mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ). Für *G. flavescens* war mit dem Schwimmen ein zusätzlicher  $O_2$ -Verbrauch von  $4.0 \pm 0.75 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  verbunden, und bei *P. minutus* betrug dieser Wert  $4.3 \pm 0.80 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Die Nullhypothese „Die Steigungen der Regressionsgeraden sind gleich“ kann nicht abgelehnt werden ( $0.3 < P < 0.4$ ). In dieser mit einer hohen Streuung behafteten Darstellung der gewichtskompensierten und „gepoolten“ Daten ist also der Unterschied im Energieverbrauch beim Schwimmen zwischen den beiden Grundelarten statistisch nicht abgesichert. Unter der Annahme, daß die Steigungen der Regressionsgeraden gleich sind, besteht auf dem 95 %-Signifikanzniveau ein Unterschied zwischen den Achsenabschnitten der zwei Geraden. Da die Gleichheit der Steigungen nicht überprüft werden kann und sich die 95 %-Vertrauensbereiche der Achsenabschnitte überlagern, muß die zu ziehende Schlußfolgerung „Der Standardmetabolismus der beiden Arten ist verschieden“ kritisch betrachtet werden.

Die lineare Regression zwischen dem prozentualen Anteil der schwimmenden Fische und der Respirationsrate erklärt 54 % der metabolischen Variabilität in den Schwimmgrundel-Experimenten und 41 % der Unterschiede im  $O_2$ -Verbrauch bei den Sandgrundel-Versuchen. Die Verhaltensbeobachtungen haben gezeigt, daß die Bewegungsaktivität schwimmender Fische markante Unterschiede zeigt. Manchmal schwammen die Grundeln sehr ruhig und zeigten vorwiegend das *hop-and-sink*-Verhalten, in anderen Fällen führten die Fische darüber hinaus spontane Bewegungen durch. Dazu gehören z.B. Wendemanöver, horizontales und vertikales Schwimmen sowie Scheuern am Substrat. Bei Sandgrundeln wurden auch Aggressionen beobachtet, die von Drohgebärden (z.B. Aufstellen der Rückenflossen, Kiemendeckelspreizen, Mundbodensenken und Kopfbeugen) bis hin zu Beißangriffen reichten. Bei zwei Sandgrundeln wurden Verletzungen am Schwanzstiel gefunden, die vermutlich auf Bisse zurückzuführen waren. Die genannten aggressiven Verhaltensweisen wurden von KINZER (1960) ausführlich erläutert, so daß hier auf eine detaillierte Beschreibung verzichtet werden kann. Am Boden liegende oder aus einer Röhre hervorschauende Sandgrundeln machten oft kleine Hüpfbewegungen auf der Stelle,

wenn sich ein Artgenosse näherte<sup>10</sup>. Bei der aggressiveren Sandgrundel war die Variabilität des O<sub>2</sub>-Verbrauchs bei gleichem Anteil schwimmender Fische größer als bei der zur Schwarmbildung neigenden Schwimmgrundel.

### 3.3 Freßaktivität

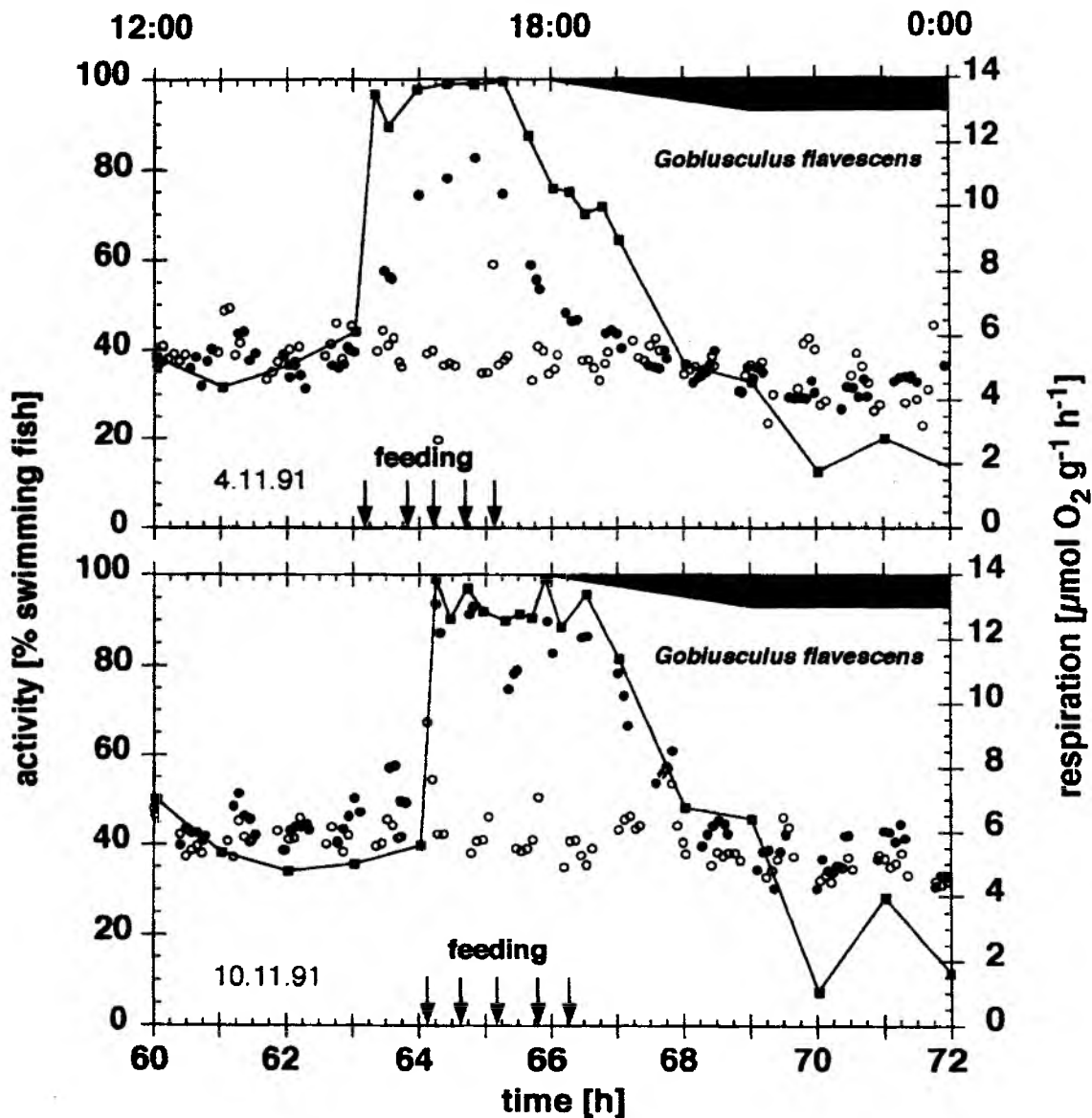
Bei Fütterung von *Gobiusculus flavescens* mit *Artemia*-Nauplien stieg der Anteil der schwimmenden Fische auf fast 100 % an (Abb. 20). Einige Schwimmgrundeln fraßen die Nauplien, die zu Boden gesunken waren. Dabei legten sie sich zeitweise auf den Grund und wurden, sofern sie sich zum Zeitpunkt der Messung nicht bewegten, als inaktiv registriert. In Abb. 20 ist der Verlauf von Schwimmaktivität und Respiration während der Fütterungen in den Experimenten G2a und G3a dargestellt. Die Zeitpunkte der Fütterungen sind durch Pfeile gekennzeichnet. In beiden Experimenten wurden fünfmal je ca. 1350 Nauplien verfüttert. Zwischen den einzelnen Fütterungen nahm die Schwimmaktivität meist etwas ab. Beim Fressen nahm nicht nur der Anteil der schwimmenden Tiere zu, sondern es erhöhte sich auch sichtlich die lokomotorische Aktivität und die Häufigkeit der Richtungswechsel. Deshalb wurden die während der Fütterungen gewonnenen Daten *nicht* für die Bestimmung der Stoffwechselrate bei spontaner Schwimmaktivität verwendet.

Die zeitliche Auflösung der verwendeten Video-Kamera (50 Halbbilder pro Sekunde) war nicht ausreichend, um den genauen Mechanismus des Beutefangs zu analysieren. Da sich die Schwimmgrundeln beim Fressen aber nur wenige Millimeter mit den Brustflossen auf die Beutetiere zubewegten, wird angenommen, daß die *Artemia*-Nauplien durch Saugschnappen erbeutet wurden. Eine S-Krümmung des Körpers, gefolgt von einem raschen Angriff, wie es bei freilebenden, vermutlich nach Copepoden jagenden Schwimmgrundeln zu sehen war, konnte in den Fütterungsexperimenten nicht beobachtet werden.

Mit abnehmender Futter-Konzentration zeigten einige Fische regelmäßig ein Verhalten, daß hier als „Fächeln“ bezeichnet werden soll: Die Tiere erzeugten dabei durch asynchrones Schlagen mit den Pectoralflossen eine craniad gerichtete Strömung. Der Fischkörper erfuhr dadurch einen nach hinten gerichteten Impuls, der durch Schlagen mit der Caudalflosse überkompensiert wurde. Die Grundeln schwammen dabei in fast horizontaler Lage langsam nach vorne. Copepoden würden durch die so im Wasser erzeugten Scherkräfte vermutlich zu einer Fluchtreaktion angeregt werden. Bei der Fütterung von Schwimmgrundeln im Aquarium wurde festgestellt, daß die Tiere stark auf Bewegungen reagieren, weshalb für die Haltung Lebendfutter verwendet werden mußte. Es wird deshalb angenommen, daß das Fächeln dem Aufscheuchen von Beutetieren dient. Bei den hier als Nahrung angebotenen *Artemia*-Nauplien zeigte das Fächeln allerdings keinen sichtbaren Erfolg.

Während des Fressens stieg der Sauerstoffverbrauch auf das Dreifache des Standardstoffwechsels ( $11.6\text{--}13.1 \mu\text{mol}\cdot\text{g}_w^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ) an. Der O<sub>2</sub>-Verbrauch der ungefütterten Fische im zeitgleich durchgeführten Kontrollversuch deutet darauf hin, daß die mit

<sup>10</sup>Es könnte sich dabei um eine Drohgebärde handeln, die durch Ritualisierung aus der Intensionsbewegung eines Angriffs entstanden ist.



**Abb. 20:** Zeitlicher Verlauf der Schwimmaktivität  $\blacksquare$  (Anteil schwimmender Fische einer Gruppe von 20 Individuen) und der Respiration  $\bullet$  von *Gobiusculus flavescens* bei fünfmaliger Fütterung mit je 1350 *Artemia*-Nauplien (Experimente G2a und G3a). Zum Vergleich ist die Respiration der ungefütterten Fische im Kontrollexperiment  $\circ$  dargestellt. Die Zeitskala an der Unterseite entspricht den Skalen in den Abbildungen 6 und 7; oben ist die Tageszeit angegeben. Der  $\text{O}_2$ -Verbrauch ist auf ein Naßgewicht von 0.37 g bezogen. Temperatur:  $15.8^\circ\text{C}$  (4.11.),  $15.3^\circ\text{C}$  (10.11.); Salzgehalt: 18.4 psu (4.11.), 18.1 psu (10.11.). Der schwarze Balken an der Diagrammoberseite symbolisiert den Anbruch der Nacht.



der Fütterung verbundene Störung nur wenig zu dem beobachteten Anstieg der Respirationsrate beitrug. Durch den Metabolismus der Beutetiere wurde die gemessene Respirationsrate um weniger als 2 % erhöht (Abschnitt 2.2.3). Nach der *letzten* Fütterung näherte sich der Sauerstoffverbrauch im Verlauf von 2 bis 3 Stunden dem Stoffwechsellniveau der Fische im Kontrollexperiment an.

Der durch die Freßaktivität und die vielleicht bereits einsetzende Verdauung bedingte Mehrverbrauch an Sauerstoff (*apparent SDA*) wurde durch Integration und Vergleich der Respirationskurven gefütterter und ungefütterter Fische ermittelt. In einem mit der *ersten* Fütterung beginnenden 5stündigen Intervall verbrauchten die gefütterten Fische in den Experimenten G2a und G3a 113 bzw. 148  $\mu\text{mol}$  mehr Sauerstoff als die ungefütterte Kontrollgruppe. Das Naßgewicht der Schwimmgrundeln betrug in diesen Experimenten 8.72 bzw. 7.72 g. In Abbildung 20 ist die Respirationsrate auf 0.37 g schwere Fische normiert. Für die Berechnung des Mehrverbrauchs wurde das reale Gewicht der Versuchsfische berücksichtigt.

### 3.4 Morphometrische Messungen

Zwischen der **Totallänge**  $TL$  und der **Standardlänge**  $SL$  wurden bei *Gobiusculus flavescens* und *Pomatoschistus minutus* folgende Zusammenhänge festgestellt:

$$\begin{aligned} G. \text{ flavescens: } & SL = 0.823 \cdot TL \quad (n = 258, r^2 = 0.98) \\ P. \text{ minutus: } & SL = 0.835 \cdot TL \quad (n = 180, r^2 = 0.99) \end{aligned}$$

Das Verhältnis  $SL/TL$  ist zwischen den Arten signifikant verschieden ( $t$ -Test,  $P < 10^{-4}$ ). *G. flavescens* hat also bei gleicher Körpergröße eine längere Schwanzflosse als *P. minutus*: Bei der Schwimmgrundel hatte die Schwanzflosse einen Anteil von 17.7 % an der Totallänge, bei der Sandgrundel machte die Schwanzflosse dagegen nur 16.5 % der gesamten Fischlänge aus.

In der Physiologie werden Respirationsraten manchmal auf das Trockengewicht bezogen. Um die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit mit solchen Literaturwerten vergleichen zu können, mußte die Beziehung zwischen **Naßgewicht**  $W_w$  und **Trockengewicht**  $W_d$  bestimmt werden:

$$\begin{aligned} G. \text{ flavescens: } & W_d = -0.0110 + 0.2765 \cdot W_w \quad (n = 120, r^2 = 0.99) \\ P. \text{ minutus: } & W_d = -0.0126 + 0.2345 \cdot W_w \quad (n = 70, r^2 = 0.99) \end{aligned}$$

Sandgrundeln haben einen größeren Wassergehalt als Schwimmgrundeln (s.u.). Die negativen Achsenabschnitte weisen darauf hin, daß kleinere Fische einen höheren Wasseranteil haben als größere. Das Bestimmtheitsmaß  $r^2$  ist nahe bei 1, der Fehler bei Umrechnungen zwischen Naß- und Trockengewicht ist folglich gering.

Ein Ziel der vorliegenden Arbeit ist, eine Grundlage zur Abschätzung des Energieverbrauchs freilebender Fische zu schaffen. Bei Freilanduntersuchungen kommen häufig optische Meßmethoden zum Einsatz. Auf optischem Wege können *in situ* Längenmessungen, aber keine Gewichtsbestimmungen durchgeführt werden. Um die Labordaten für künftige Felduntersuchungen direkt verfügbar zu machen, wurden die **Längen-Gewichtsbeziehungen** ( $TL$  [cm],  $W_w$  [g]) ermittelt:

$$G. \textit{flavescens}: \quad W_w = 0.00316 \cdot TL^{3.55} \quad (n = 238, r^2 = 0.94)$$

$$P. \textit{minutus}: \quad W_w = 0.00345 \cdot TL^{3.34} \quad (n = 179, r^2 = 0.96)$$

Da der Energiebedarf für den Aufenthalt in der Wassersäule entscheidend vom Abtrieb abhängt, den ein schwimmender Organismus erfährt, wurde das Gewicht von Schwimm- und Sandgrundeln in ihrem natürlichen Medium bestimmt. Außerdem wurde das Unterwassergewicht bei evakuierter Schwimmblase gemessen. Aus den Gewichtsbestimmungen in der Luft und im Wasser konnte die spezifische Dichte, der Sinkfaktor und das Schwimmblasenvolumen berechnet werden. Eine Übersicht der Ergebnisse gibt die Tabelle 6.

In den Abbildungen 21 und 22 ist das **Unterwassergewicht** gegen das Naßgewicht aufgetragen. *P. minutus* wird deutlich größer als *G. flavescens*. Da sich große Tiere oft in ihrer Körperzusammensetzung und in ihren Körperproportionen von kleineren Individuen unterscheiden, wurden für den Vergleich zwischen den Arten nur Sandgrundeln verwendet, deren Gewicht mit dem der Schwimmgrundeln vergleichbar war. Sandgrundeln mit einem Naßgewicht von mehr als 800 mg blieben beim interspezifischen Vergleich unberücksichtigt.

Die Regressionskoeffizienten geben das Verhältnis zwischen Unterwasser- und Naßgewicht an (0.8 bzw. 1.8 %). Die mit der Methode der kleinsten Abweichungsquadrate (mit  $y(0) = 0$ ) gewonnenen Werte sind bei der angegebenen Zahl von Nachkommastellen identisch mit den Mittelwerten der Quotienten aus Unterwasser- und Naßgewicht. Zwischen den beiden Grundelarten wurde ein signifikanter Unterschied für das mittlere relative Unterwassergewicht gefunden ( $t$ -Test,  $P < 10^{-4}$ ). Da bei Fischen der Auftrieb stark vom Füllungsgrad der Schwimmblase abhängt, wird ein großer Teil der beobachteten Varianzen ( $SD_{n-1} = 0.34$  bzw. 0.74) nicht durch die Regression beschrieben, was durch die niedrigen Bestimmtheitsmaße (0.30 bzw. 0.33) zum Ausdruck kommt. Der Bereich zwischen dem 1. und 9. Dezil ( $DZ_1, DZ_9$ ) der gemessenen Gewichtsverhältnisse erstreckte sich bei *G. flavescens* von 0.4 bis 1.2 % und bei *P. minutus* von 1.0 bis 2.8 %. Oberhalb eines Gewichts von etwa 800 mg setzte sich bei der Sandgrundel die lineare Tendenz zwischen Naß- und Unterwassergewicht nicht weiter fort. Das relative Unterwassergewicht betrug bei Sandgrundeln mit einem Naßgewicht zwischen 800 und 2000 mg im Mittel 1.2 % ( $n = 20, SD_{n-1} = 0.62, SE = 0.14$ ) und unterscheidet sich signifikant von dem relativen Unterwassergewicht von Sandgrundeln mit weniger als 800 mg ( $t$ -Test,  $P < 0.002$ ).

Bei einigen Schwimm- und Sandgrundeln wurde das **Unterwassergewicht bei entleerter Schwimmblase** bestimmt (Abb. 23). Im Wasser wogen die Schwimmgrundeln 4.9 % und die Sandgrundeln 5.7 % des in der Luft ermittelten Gewichts.

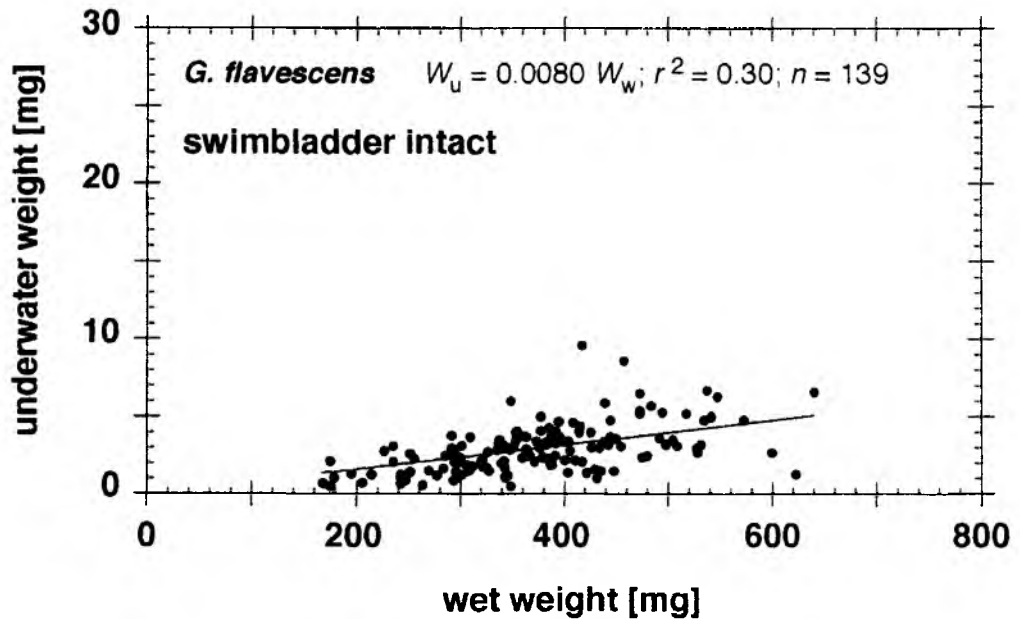


Abb. 21: Unterwassergewicht von *Gobiusculus flavescens* in Abhängigkeit vom Naßgewicht. Die Wasserparameter entsprachen den Hälterungsbedingungen ( $T = 15 \pm 1^\circ\text{C}$ ,  $S = 15.8\text{--}18.3$  psu).

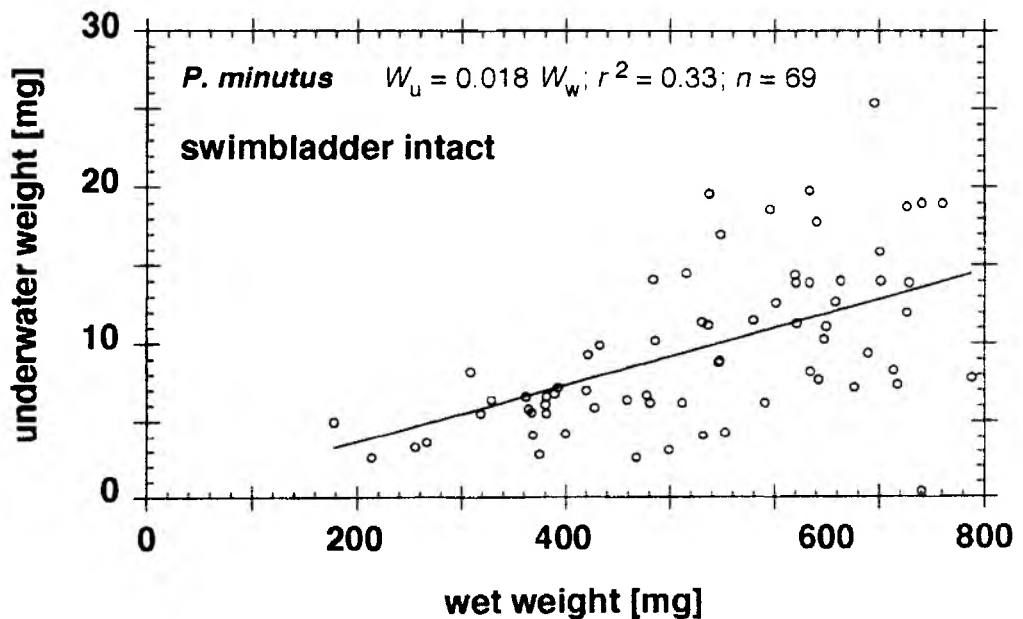


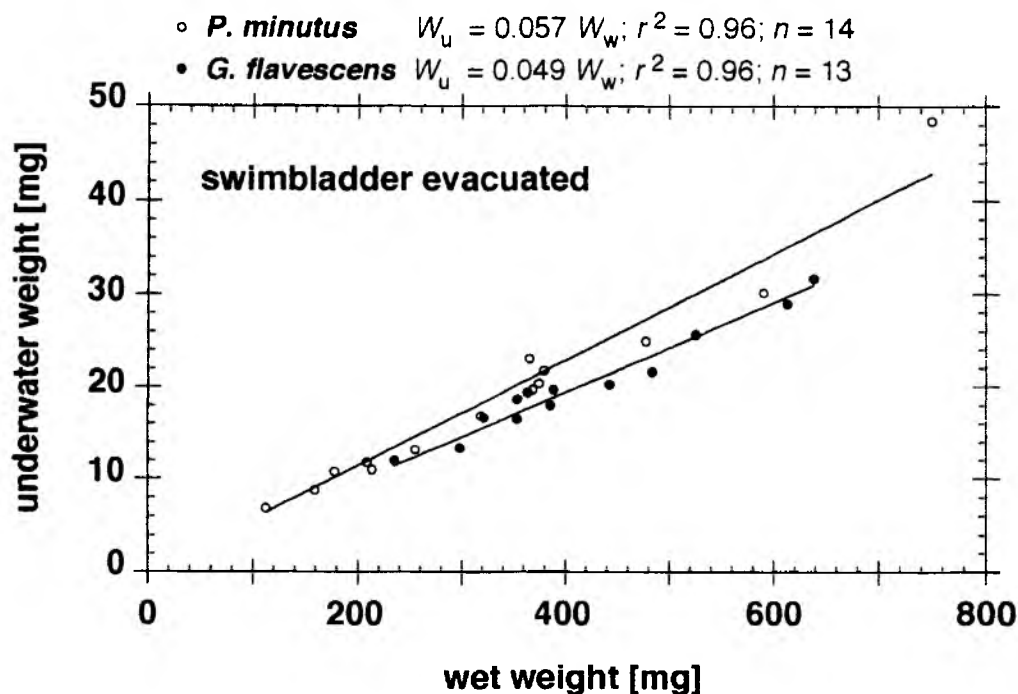
Abb. 22: Unterwassergewicht von *Pomatoschistus minutus* in Abhängigkeit vom Naßgewicht. Die Wasserparameter entsprachen den Hälterungsbedingungen ( $T = 15 \pm 1^\circ\text{C}$ ,  $S = 17.9\text{--}20.4$  psu).

**Tab. 6:** Unterwassergewicht von *Gobiusculus flavescens* und *Pomatoschistus minutus* bei intakter und entleerter Schwimmblase sowie die daraus berechnete spezifische Dichte, der Sinkfaktor und das prozentuale Schwimmblasenvolumen. Für das prozentuale Unterwassergewicht bei intakter Schwimmblase ist das 100fache des Regressionskoeffizienten der Beziehung  $W_u = b \cdot W_w$  sowie der Interdezilbereich ( $DZ_1$  und  $DZ_9$ ) des prozentualen Quotienten aus Unterwasser- und Naßgewicht angegeben. Entsprechendes gilt für die abgeleiteten Größen.

		<i>G. flavescens</i>	<i>P. minutus</i>
prozentuales Unterwassergewicht	$DZ_1$	0.4	1.0
Schwimmblase intakt	$b$	0.8	1.8
	$DZ_9$	1.2	2.8
prozentuales Unterwassergewicht		4.9	5.7
Schwimmblase entleert			
spezifische Dichte [ $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$ ]	$DZ_1$	1.016	1.024
Schwimmblase intakt	$b$	1.020	1.033
	$DZ_9$	1.024	1.043
spezifische Dichte [ $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$ ]		1.064	1.075
Schwimmblase entleert			
Sinkfaktor	$DZ_1$	1004	1010
Schwimmblase intakt	$b$	1008	1019
	$DZ_9$	1012	1029
Sinkfaktor		1051	1060
Schwimmblase entleert			
Prozentuales	$DZ_1$	3.6	2.7
Schwimmblasenvolumen	$b$	4.0	3.7
	$DZ_9$	4.4	4.5

Da die Variabilität des Schwimmblasenvolumens wegfällt, ist die Korrelation zwischen Naßgewicht und Unterwassergewicht wesentlich enger als bei intakten Fischen. Nach Evakuierung der Schwimmblase werden bei beiden Arten 96 % der Streuung des Unterwassergewichts durch Unterschiede im Naßgewicht erklärt. Die Mittelwerte der Verhältnisse zwischen Unterwasser- und Naßgewicht unterscheiden sich statistisch signifikant ( $t$ -Test,  $P < 10^{-4}$ ). Für das geringere Unterwassergewicht von *G. flavescens* waren also nicht ausschließlich das größere Schwimmblasenvolumen verantwortlich, auch Unterschiede in der Körperzusammensetzung trugen zu der beobachteten Differenz bei.

Anhand des Auftriebs (Differenz zwischen Naß- und Unterwassergewicht:  $W_w - W_u$ ) läßt sich bei bekannter Dichte des Seewassers  $\rho_w$  die spezifische Dichte der Fische  $\rho_f$  bestimmen.  $\rho_w$  betrug bei den Wägungen der Schwimmgrundeln  $1.012 \pm 0.001 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$  und bei den Wägungen der Sandgrundeln  $1.014 \pm 0.001 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ . Die



**Abb. 23:** Unterwassergewicht von *Gobiusculus flavescens* • und *Pomatoschistus minutus* ○ mit entleerter Schwimmblase in Abhängigkeit vom Naßgewicht ( $T = 15 \pm 1^\circ\text{C}$ ,  $S = 15.8\text{--}20.4$  psu).

mittlere Dichte der Schwimmgrundeln mit intakter Schwimmblase berechnet sich nach

$$\rho_f = \rho_w \frac{W_w}{W_w - W_u} = \frac{1.012}{1 - 0.008} = 1.020 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$$

mit einem Interdezilbereich  $I_{80}$  (der Bereich zwischen  $DZ_1$  und  $DZ_9$ ) von  $1.016$  bis  $1.024 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ . Für die Sandgrundel ( $< 800$  mg) betrug die mittlere Dichte  $1.033 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$  ( $I_{80} = 1.024$  bis  $1.043 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ ). Die Schwimmgrundeln hatten also im Mittel eine geringere Dichte als die Sandgrundeln. Die Bereiche, die jeweils 80 % der Meßwerte überdecken ( $I_{80}$ ), überschneiden sich jedoch: Es gab einige Schwimmgrundeln, die spezifisch dichter waren als Sandgrundeln. Nach Entleerung der Schwimmblase hatten die Schwimm- und Sandgrundeln eine mittlere Dichte von  $1.064$  bzw.  $1.075 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ .

Für den Vergleich von Fischen aus Wasserkörpern mit unterschiedlicher Dichte (insbesondere Meer/Süßwasser) ist der **Sinkfaktor** ( $SF = 1000 \cdot \rho_f / \rho_w$ ) ein geeignetes Maß. Der Sinkfaktor gibt an, wie schwer ein Tier im Vergleich zu dem Medium ist, in dem es lebt. Bei  $SF = 1000$  ist die spezifische Dichte des betrachteten Tieres identisch mit der des Wassers — es ist vollkommen austariert. *G. flavescens* hatte mit intakter Schwimmblase im Durchschnitt einen  $SF$  von 1008, bei *P. minutus* war  $SF = 1019$ . Die Schwimmgrundeln waren also durchschnittlich 8 Promille

und die Sandgrundeln 19 Promille dichter als das brackige Ostseewasser, in dem sie schwammen. 10 % der Schwimmgrundeln waren um weniger als 4 Promille dichter als das Wasser; und 10 % der Sandgrundeln hatten eine um weniger als 10 Promille höhere Dichte als das sie umgebende Medium. Im Aquarium konnten gelegentlich Schwimmgrundeln beobachtet werden, die bewegungslos im Wasser schwebten, ohne merklich an Höhe zu verlieren. *G. flavescens* ist also potentiell in der Lage, sich exakt auszutariieren. Völlig austarierte Sandgrundeln wurden nicht beobachtet.

Aus der Differenz zwischen den Unterwassergewichten bei intakter und evakuiertter Schwimmblase ergibt sich unter Berücksichtigung der spezifischen Dichte des Wassers das **Schwimmbblasenvolumen**. Die Schwimmblase von *G. flavescens* nahm im Mittel 4 % des Körpervolumens ein ( $SD_{n-1} = 0.34$ ,  $n = 139$ ). Der Mittelwert des relativen Schwimmbblasenvolumens von *P. minutus* ( $W_w < 800$  mg) betrug 3.7 % ( $SD_{n-1} = 0.73$ ,  $n = 69$ ). Die mittleren Volumina waren signifikant verschieden ( $t$ -Test,  $P < 0.01$ ). Der Füllungsgrad der Schwimmblase war insbesondere bei der Sandgrundel sehr variabel. Der Interdezilbereich des relativen Schwimmbblasenvolumens erstreckte sich bei der Schwimmgrundel von 3.6 bis 4.4 %, bei der Sandgrundel ( $W_w < 800$  mg) von 2.7 bis 4.5 %.

Um herauszufinden, warum der Abtrieb auch nach Evakuierung der Schwimmblase bei Sandgrundeln größer war als bei Schwimmgrundeln, wurde der Wasser- und Aschegehalt ermittelt. In Abb. 24 ist der **Wassergehalt** gegen das Trockengewicht aufgetragen. Im untersuchten Gewichtsbereich war der Wassergehalt von *P. minutus* deutlich höher als der von *G. flavescens*.

Zwischen Naßgewicht [g] und Wassergehalt  $W_{H_2O}$  [g] wurden folgende Beziehungen gefunden:

$$G. \textit{flavescens}: W_{H_2O} = 11.0 + 0.724 \cdot W_w \quad (r^2 = 0.999, n = 120)$$

$$P. \textit{minutus} (W_w < 800 \text{ mg}): W_{H_2O} = 3.9 + 0.780 \cdot W_w \quad (r^2 = 0.998, n = 52)$$

Eine Schwimmgrundel mit einem Naßgewicht von 0.37 g hatte demnach einen Wasseranteil von 75.4 %, bei einer gleichschweren Sandgrundel betrug der Wasseranteil 79.1 %.

In Abb. 25 ist der **Aschegehalt** der beiden Grundelarten gegen das Trockengewicht aufgetragen. Der Anteil der Asche am Trockengewicht war bei *P. minutus* deutlich größer als bei *G. flavescens*. Dagegen unterschied sich das Verhältnis zwischen Asche- und Naßgewicht kaum. Der mittlere Ascheanteil am Naßgewicht betrug bei den untersuchten Schwimmgrundeln 3.62 % ( $SD_{n-1} = 0.16$ ,  $n = 120$ ), vom Gewicht her vergleichbare Sandgrundeln ( $W_w < 800$  mg) hatten einen Ascheanteil von 3.53 % ( $SD_{n-1} = 0.24$ ,  $n = 52$ ). Mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 % liegt ein signifikanter Unterschied vor (Varianzen ungleich,  $\hat{t} = 2.22$ ,  $t_{71;0.05} = 1.99$ ). Durch die folgenden Geradengleichungen kann das Aschegewicht  $W_{ash}$  [mg] als Funktion des Naßgewichts  $W_w$  [mg] beschrieben werden:

$$G. \textit{flavescens}: W_{ash} = 0.136 + 0.0358 \cdot W_w \quad (r^2 = 0.97, n = 120)$$

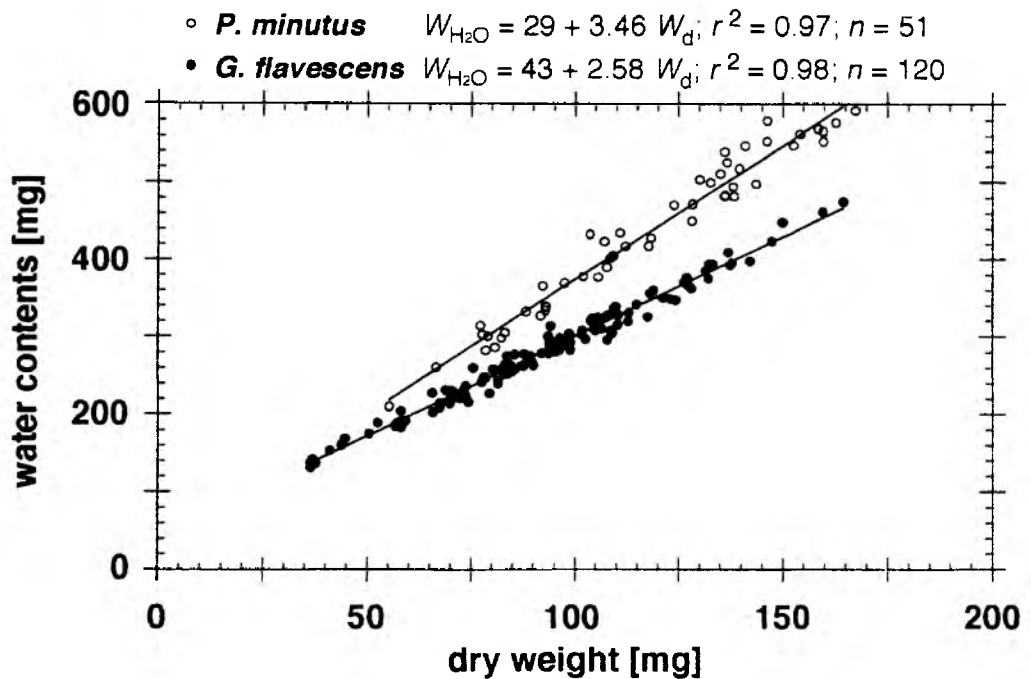


Abb. 24: Wassergehalt von *Gobioculus flavescens* • und *Pomatoschistus minutus* ◦ in Abhängigkeit vom Trockengewicht.

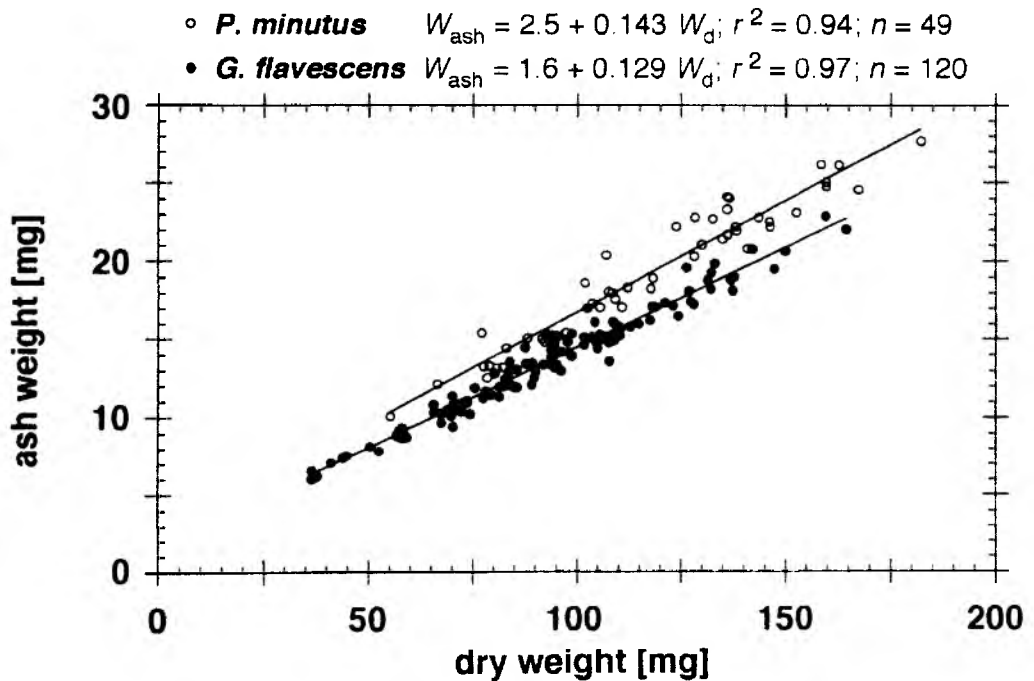


Abb. 25: Aschegehalt von *Gobioculus flavescens* • und *Pomatoschistus minutus* ◦ in Abhängigkeit vom Trockengewicht.

*P. minutus* ( $W_w < 800$  mg):  $W_{ash} = 0.202 + 0.0349 \cdot W_w$  ( $r^2 = 0.89$ ,  $n = 52$ )

Die nur wenig von Null abweichenden Achsenabschnitte zeigen, daß der relative Ascheanteil für den betrachteten Gewichtsbereich fast konstant war.

Zwischen den Geschlechtern einer Art wurden nur geringe Unterschiede in Bezug auf Abtrieb, Asche- und Wassergehalt registriert. Auf dem 10 %-Signifikanzniveau mußte in allen Fällen  $H_0$  „Zwischen den Geschlechtern besteht *kein* Unterschied“ angenommen werden ( $t$ -Test).

Die Pectoral- und Caudalflossen werden bei den untersuchten Grundelarten zum Antrieb und zur Steuerung beim Schwimmen eingesetzt. Durch das Abspreizen der Pectoralflossen können die Grundeln zudem die Sinkgeschwindigkeit regulieren. Um festzustellen, ob zwischen den Arten Unterschiede in der Ausprägung dieser Organe bestehen, wurden Flächenmessungen angestellt. In Abb. 26 ist die Fläche der **Pectoralflossen** gegen die Fischlänge aufgetragen. Wie für isometrisches Wachstum zu erwarten, nahm die Flossengröße bei beiden Arten etwa quadratisch mit der Fischlänge zu. Der Exponent ( $\pm 95$  %-Vertrauensbereich) betrug für *G. flavescens*  $1.92 \pm 0.28$  und für *P. minutus*  $2.12 \pm 0.10$ . Der Unterschied zwischen den Exponenten ist nicht signifikant (Restvarianzen verschieden,  $\hat{z} = 1.37$ ,  $z_{0.1} = 1.64$ ). Die Abhängigkeit der **Caudalflossen**-Fläche von der Fischlänge ist in Abb. 27 dargestellt. Das Wachstum der Schwanzflosse kann für die Schwimmgrundel mit einem Exponenten von  $2.37 \pm 0.25$  beschrieben werden, für die Sandgrundel wurde ein Exponent von  $2.13 \pm 0.12$  ermittelt. Mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 10 % sind die Exponenten verschieden (Restvarianzen gleich,  $\hat{t} = 1.85$ ,  $t_{60;0.1} = 1.67$ ). Während sich die Flächen der Schwanzflossen zwischen den kleineren Fischen der beiden Grundelarten kaum unterschieden, hatten Schwimmgrundeln mit einer Totallänge von 45 mm eine um ca. 11 mm<sup>2</sup> (19 %) größere Caudalflosse als Sandgrundeln von gleicher Länge.



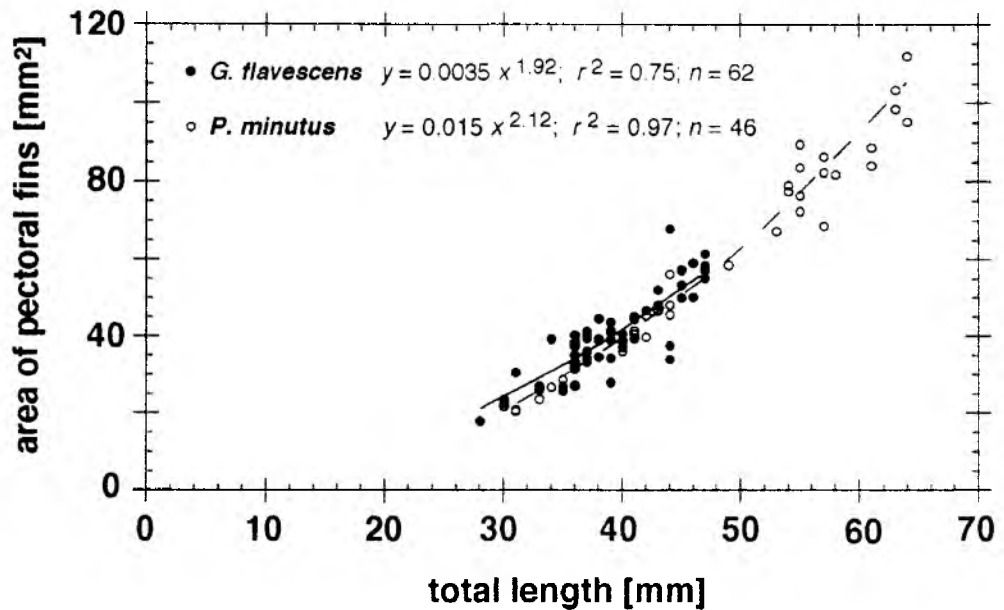


Abb. 26: Flächen der Pectoralflossen von *Gobiuseculus flavescens* • und *Pomatoschistus minutus* ○ in Abhängigkeit von der Totallänge.

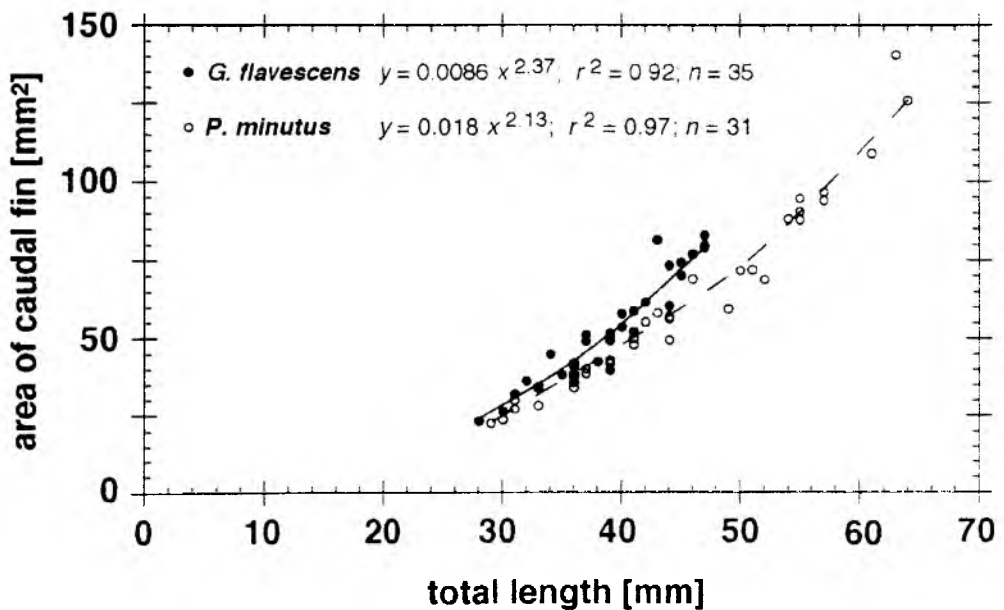


Abb. 27: Flächen der Caudalflossen von *Gobiuseculus flavescens* • und *Pomatoschistus minutus* ○ in Abhängigkeit von der Totallänge.

## 4 Diskussion

### 4.1 Einfluß der Versuchsbedingungen

In den hier beschriebenen Experimenten wurde versucht, den Bedürfnissen der Arten in Bezug auf Substrat, Versteckmöglichkeiten, Wasserqualität und Beleuchtung weitgehend nachzukommen. Um Respirationsmessungen mit hinreichender Genauigkeit durchführen zu können, müssen allerdings immer Kompromisse eingegangen werden (QUETIN & MICKEL 1983).

#### Größe und Gestaltung der Respirationskammern

Die Genauigkeit von Respirationsmessungen wird maßgeblich durch den Anteil der mikrobiellen Atmung  $\dot{N}_{O_2}^o$  am registrierten  $O_2$ -Verbrauch  $\dot{N}_{O_2}$  bestimmt. Damit  $\dot{N}_{O_2}^o/\dot{N}_{O_2}$  klein bleibt, muß die Bewegungsfreiheit der Fische durch die Meßkammer eingeschränkt und (oder) die Besatzdichte ausreichend groß gewählt werden. Mit dem Ziel, die Meßgenauigkeit zu maximieren oder die Bewegungsfreiheit der Versuchstiere bewußt einzuschränken, wurden stoffwechselphysiologische Experimente oft in sehr kleinen Versuchskammern durchgeführt. TOLKSDORF (1977) schreibt: „Die Bedeutung des Kammervolumens darf nicht unterschätzt werden, da ein zu großes Volumen dem Fisch zu viel Bewegungsspielraum bietet“. Bei Respirationsmessungen an *P. microps* verwendete TOLKSDORF eine Meßkammer mit einem Volumen von 9.5 cm<sup>3</sup>, das Fischvolumen lag im Durchschnitt bei 0.85 cm<sup>3</sup>. PETERSEN & PETERSEN (1990) verwendeten für die Respirationsmessungen an *P. minutus* ein Kammervolumen von 35 cm<sup>3</sup>. In der vorliegenden Arbeit sollten die Fische beim Schwimmen möglichst wenig durch die Wandungen der Meßapparatur eingeeengt werden, weshalb die Messungen in relativ großen Kammern durchgeführt wurden (2450 cm<sup>3</sup>).

Um die durch Mikroorganismen besiedelbare Fläche zu minimieren, werden Respirationsexperimente meist in Gefäßen ohne Substrat und Versteckmöglichkeiten durchgeführt. Auch in der vorliegenden Arbeit wurde für die Experimente mit der semipelagischen Schwimmgrundel ein nur funktionsbedingt strukturierter Respirometer verwendet. Die Kammerwände boten den Fischen jedoch hinreichend Fläche zur Anheftung während der Ruhephase. Da der Sauerstoffverbrauch bei spontaner Schwimmaktivität gemessen werden sollte, erschien es nicht zweckmäßig, die Bewegungsfreiheit durch Nachbildungen der natürlichen Umgebung, wie z.B. Imitationen von Seegras oder Laminarien, einzuengen.

Für die Versuche mit der als demersal eingestuften Sandgrundel wurde die Kammer dagegen mit Substrat und Versteckmöglichkeiten ausgestattet. *P. minutus* bevorzugt — wie aus dem deutschen Namen bereits hervorgeht — Sand als Untergrund (MAGNHAGEN & WIEDERHOLM 1982a, EVANS & TALLMARK 1984) und reagiert auf andere Substrate mit einer erhöhten lokomotorischen Aktivität (TALLMARK & EVANS 1986). *P. minutus* benutzt *Mya*-Schalen als Brutplatz (z.B. GUITEL 1892, KINZER 1960, FONDS 1970, ZANDER 1970, MUUS & DAHLSTRÖM 1978), sucht

aber auch außerhalb der Fortpflanzungszeit gelegentlich Schutz unter den Schalen (eigene Beobachtungen im Hälterungsbecken und *in situ*). Die Experimente von HESTHAGEN (1976) zeigen, daß die Schwarzgrundel *Gobius niger* auf fehlende Versteckmöglichkeiten mit erhöhter Schwimmaktivität reagiert. Bei den Experimenten mit *P. minutus* wurden die Kammern deshalb mit undurchsichtigen PVC-Röhren ausgestattet. *Mya*-Schalen wurden nicht verwendet, da befürchtet werden mußte, daß sich unter der konkaven Seite von Muschelschalen Stillwasserbereiche ausbilden, die die Respirationmessungen beeinflussen könnten.

Um bei einer großzügigen Dimensionierung der Versuchskammern und deren Ausgestaltung mit Substraten den respiratorischen Blindwert niedrig zu halten, können bakterizide Chemikalien eingesetzt werden. Eine chemische Reduzierung der mikrobiellen Atmung ist jedoch nur sinnvoll, wenn sichergestellt ist, daß dadurch der Stoffwechsel der Versuchstiere nicht beeinträchtigt wird. Insbesondere Antibiotika, die gegen die im marinen Milieu maßgeblichen gramnegativen Bakterien wirksam sind, können auch den Stoffwechsel von Eukaryoten stark beeinflussen (DALLA VIA 1983). Auf den Einsatz solcher Mittel wurde deshalb verzichtet und stattdessen der Blindwert rechnerisch kompensiert.

### Physikalische und chemische Parameter

Für die Hälterung und die Versuche wurde Ostseewasser verwendet. Die **chemischen Wasserparameter** entsprachen deshalb weitgehend den natürlichen Verhältnissen. Sowohl im Hälterungsbecken (Durchflußsystem) als auch im Respirometer (*intermittent flow*) gewährleistete der Wasseraustausch, daß Exkretstoffe keine kritischen Konzentrationen erreichen konnten (FORSTNER 1983, WALLER 1986, STEFFENSEN 1989).

Die Versuche wurden bei einer **Temperatur** von 15 °C durchgeführt. Die auch im Eulitoral vorkommende Sandgrundel ist extrem eurytherm (HESTHAGEN 1979). Für *G. flavescens* liegen keine entsprechenden Untersuchungen vor. Da die gewählte Versuchstemperatur einer typischen Herbstsituation im Oberflächenwasser der westlichen Ostsee entspricht, ist anzunehmen, daß auch Schwimmgrundeln gut an diese Temperatur angepaßt sind. Die Experimente erstreckten sich bis in den Spätherbst (Die Versuche P3a/P3b wurden am 5. Dezember beendet). Die Wassertemperaturen *in situ* lagen dann unter den Werten im Labor. Um die aufeinanderfolgenden Experimente miteinander vergleichen zu können, war es aber erforderlich, von der jahreszeitlichen Situation abzuweichen.

Durch die Auswahl einer **Lichtquelle**, die nur sehr wenig mit der Wechselspannung des Stromnetzes flackerte (eigene Überprüfung mit einem Oszilloskop), die Verwendung eines Tageslicht-Konversionsfilters und der Konstruktion einer Apparatur zur Erzeugung eines kontinuierlichen Tageszyklus wurde versucht, die Beleuchtung den natürlichen Verhältnissen anzunähern. Viele Faktoren blieben jedoch gänzlich unberücksichtigt. Zum Beispiel finden in der Natur an Oberflächenwellen Lichtbeugungen statt, die im Flachwasser zu periodisch variierenden Lichtmustern führen (SCHENK 1957, McFARLAND & LOEW 1983), die spektrale Zusammensetzung des

Lichts verändert sich im Tagesverlauf, und die Tageslänge variiert mit der Jahreszeit. Viele optische Faktoren können im Labor nur mit großem technischen Aufwand simuliert werden (STACHNIK 1986 1988) oder müssen über einen längeren Zeitraum konstant gehalten werden, um zeitlich aufeinanderfolgende Experimente vergleichen zu können. Dafür, daß die hier beschriebenen Versuche im Herbst stattfanden, ist die Hellphase (13 h über 20 lx) zu lang. Die Vorversuche mit unterschiedlicher Besatzdichte und Kammerausgestaltung, mit denen die späteren Experimente vergleichbar sein sollten, wurden jedoch bereits im Sommer durchgeführt.

Die  $O_2$ -Sättigung des Wassers kann sich maßgeblich auf das Verhalten und den Sauerstoffverbrauch von Fischen auswirken (z.B. FRY 1947, KRAMER 1987, KILS *et al.* 1989, FISCHER *et al.* 1992, NILSSON *et al.* 1993). Für die Auswahl eines geeigneten Intervalls der  $O_2$ -Sättigung wurden deshalb die physiologischen Ansprüche der Grundeln und die Verhältnisse in der Natur berücksichtigt. Bei der im Verbreitungsgebiet der untersuchten Gobiiden ebenfalls vorkommenden Art *Pomatoschistus microps* fand von OERTZEN (1982) bei 20 °C eine kritische  $O_2$ -Sättigung (*incipient limiting tension*, FRY 1957) von 53 %. Oberhalb dieses Werts war bei *P. microps* die Respiration unabhängig vom  $O_2$ -Gehalt des Wassers. PETERSEN & PETERSEN (1990) stellten fest, daß *P. minutus* auf  $O_2$ -Sättigungen unter 60 % mit einer Erhöhung der lokomotorischen Aktivität reagiert, konnten aber keinen Zusammenhang zwischen der  $O_2$ -Sättigung und dem Standardmetabolismus nachweisen. Für *G. flavescens* liegen keine Untersuchungen zur kritischen  $O_2$ -Sättigung vor, bei *Coryphopterus nicholsii* (dieser Gattung wurde *G. flavescens* zuweilen zugeordnet) liegt die kritische  $O_2$ -Sättigung bei 12–18 % (CONGLETON 1974). Abb. 28 zeigt einen Jahresgang der  $O_2$ -Sättigung in der Kieler Förde in 6 bis 8 m Tiefe (WALLER, unveröffentl. Daten) und die mittlere Sättigung während der Respirations- und Aktivitätsmessungen (gestrichelte Linie). Die Monatsmediane lagen 1990 zwischen 70 und 110 % Sättigung. In den Experimenten variierte die  $O_2$ -Sättigung zwischen 83 und 87 %.

### Besatzdichte

Die Experimente wurden mit Fischgruppen durchgeführt. Die Gruppengröße hat bei vielen Fischarten Einfluß auf die Schwimmaktivität und den Sauerstoffverbrauch. Je nach Fischart und Lebensstadium kann mit zunehmender Gruppengröße eine Zunahme oder Abnahme der Schwimm- und Stoffwechselaktivität auftreten (z.B. SCHUETT 1933 1934, ESCOBAR *et al.* 1936, SCHLAIFER 1938 1939 1940, WIRTZ & DAVENPORT 1976, ITAZAWA *et al.* 1978, SMATRESK & HERREID 1980, UMEZAWA *et al.* 1981 1983, KANDA & ITAZAWA 1981 1986, RUER *et al.* 1987, ANTONIOU 1989, RÄKE 1990). Während bei Schwarmfischen mit zunehmender Gruppengröße mit einer Verringerung der Aktivität zu rechnen ist, nehmen bei territorialen Arten infolge der Aggressivität mit steigender Gruppengröße die Aktivität und der  $O_2$ -Verbrauch zu.

Bei der schwarmbildenden Schwimmgrundel (POTTS & McGUIGAN 1986) wurden bei einer Gruppe aus 20 Individuen selten Aggressionen beobachtet. Im Gegensatz dazu beschreibt DUNCKER (1960) *G. flavescens* als „sehr gefräßig und fut-

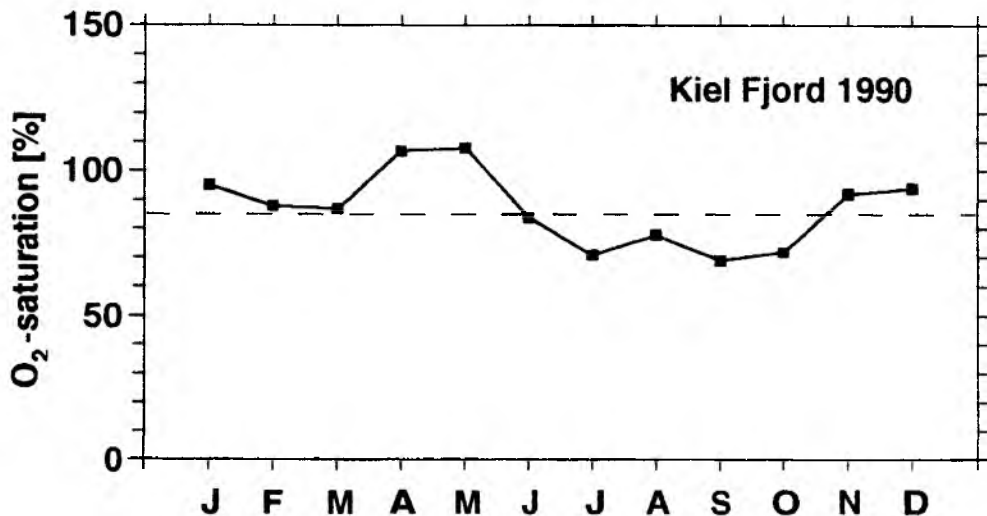


Abb. 28: Monatliche Medianwerte der prozentualen O<sub>2</sub>-Sättigung in der Kieler Förde in 6–8 m Tiefe für das Jahr 1990 (WALLER, unveröffentlichte Daten). Die mittlere Sauerstoffsättigung in den Respirationsexperimenten ist als unterbrochene Linie eingezeichnet.

terneidisch, daher oft im Kampf miteinander.“ HANSON (1985) beobachtete bei Schwimmgrundeln eine ausgeprägte Aggressivität im Frühling, wenn die ♂♂ ihr lebhaft gefärbtes Hochzeitskleid angelegt haben, nicht aber im Herbst. Obwohl bei den Versuchen mit *P. minutus* die Besatzdichte auf 10 Fische verringert wurde und die Kammern mit Röhren als Sichtschutz und Versteckmöglichkeiten ausgestattet waren, zeigten die Sandgrundeln Drohgebärden und gelegentlich Beißangriffe. Bei zwei Fischen wurden sogar Bißwunden am Schwanzstiel beobachtet. Auch BOPP (1957), KINZER (1960) und ROSENTHAL (pers. Mitt.) beschreiben für demersale Gobiiden ein ausgeprägtes aggressives Verhalten. Ein echtes Territorialverhalten fand NYMAN (1953) bei *P. microps* jedoch nur in der Fortpflanzungszeit, nachdem die ♂♂ mit dem Nestbau begonnen hatten. GIBSON (1969) nimmt an, daß die hierarchischen Strukturen, die bei kleinen, in Aquarien gehaltenen Populationen beobachtet werden, mit dem geringen Raumangebot in der Gefangenschaft in Zusammenhang stehen. FONDS (1973) ermittelte im Holländischen Wattenmeer eine maximale Populationsdichte von 1–2 Sandgrundeln pro m<sup>2</sup>, AARNIO & BONSDORFF (1993) fanden in der nördlichen Ostsee bis zu 11.2 Individuen auf einem m<sup>2</sup> und NELLBRING (1985) im gleichen Gebiet bis zu 14 Tiere pro m<sup>2</sup>. In der Lübecker Bucht (Westliche Ostsee) wurden bis zu 42 Grundeln (*P. minutus* plus *P. microps*) pro m<sup>2</sup> gezählt (ZANDER & HAGEMANN 1987) und ANTHOLZ *et al.* (1991) fingen in der Schleimündung (Westliche Ostsee) gelegentlich mehr als 100 *P. microps* pro m<sup>2</sup>. Für die Respirationskammern berechnet sich dagegen eine Populationsdichte von 245 Individuen pro m<sup>2</sup>. Ein Erhöhung der lokomotorischen Aktivität bei zunehmender Populationsdichte würde in der Natur zur Auflösung lokaler Aggregationen führen. Dies könnte die im Laborversuch beobachtete relativ hohe Schwimmaktivität der als demersal geltenden Sandgrundeln erklären. Auch am Tag, zwischen 5<sup>30</sup> bis 18<sup>30</sup> Uhr, hielten sich im Mittel 35 % der Sandgrundeln in der Wassersäule auf.

## Ernährungszustand

Um gut reproduzierbare Bedingungen zu schaffen und um den physiologisch interessanten Standardmetabolismus bestimmen zu können, werden Respirationmessungen üblicherweise mit ungefütterten Fischen durchgeführt. Auch in der vorliegenden Arbeit wurde der  $O_2$ -Verbrauch vorwiegend an hungernden Tieren gemessen. Bei Nahrungsmangel sind prinzipiell zwei gegensätzliche Reaktionen denkbar, die in der Natur zu einer Maximierung der Fitness führen können.

1. Ausharren: Durch eine Verringerung der Schwimmaktivität kann Energie eingespart werden. Die kleinskalige Nahrungssuche wird erst dann wieder aufgenommen, wenn Beutetiere in lohnender Dichte vorhanden sind. Von Zeit zu Zeit muß überprüft werden, ob sich die Nahrungssituation verbessert hat.
2. Suchen: Durch eine Steigerung der lokomotorischen Aktivität kann die Wahrscheinlichkeit erhöht werden, neue Nahrungsressourcen zu erschließen.

Ob die passive oder die aktive Strategie die Überlebenschance und die Wahrscheinlichkeit für eine erfolgreiche Reproduktion optimiert, hängt unter anderem von der räumlichen und zeitlichen Verteilung der Nahrung und von der Mobilität und den Energiereserven des Nahrungssuchenden ab (GERRITSEN & STRICKLER 1977, NORBERG 1977, SIH 1984).

Bei einem kleinen Planktonfresser, wie der Schwimmgrundel, die im Vergleich zu den Bewegungen des Wasserkörpers nur zu geringen Schwimmleistungen fähig ist und entsprechend ihrer Größe nur wenig Energiereserven deponieren kann (BODDEKE 1963), scheint die passive Strategie von Vorteil zu sein. Im Laborversuch reduzierten die Schwimmgrundeln bei Abwesenheit von Nahrung den Energiebedarf durch Verringerung der Spontanaktivität. Obwohl *G. flavescens* tagaktiv ist (s.u.), hefteten sich tagsüber (5<sup>30</sup> bis 18<sup>30</sup> Uhr) im Mittel 48 % der Tiere an die Kammerwände oder legten sich auf den Grund. Diese Strategie schont nicht nur die Energiereserven, sondern verringert auch die Wahrscheinlichkeit, von Räubern entdeckt zu werden. Auch WINBERG (1956) und BEAMISH (1964c) beobachteten eine Reduktion der Stoffwechselaktivität bei hungernden Fischen und führten dies in erster Linie auf eine Verringerung der Spontanaktivität zurück. Wenn mit der Strömung genügend Zooplankton herantransportiert wird, suchen freilebende Schwimmgrundeln tagsüber fast ausnahmslos nach Nahrung (eigene Beobachtungen). Im Labor führte die Anwesenheit von Nährtieren ebenfalls zu einem Anstieg der Schwimmaktivität auf nahezu 100 %.

Für eine epibenthische Art wie die Sandgrundel, die sich vorwiegend von wenig mobilen Bodentiere ernährt, würde die passive Strategie leicht zum Hungertod führen. Bei lokalem Nahrungsmangel ist es für einen Benthosfresser notwendig, aktiv Areale mit höherer Beutetierdichte aufzusuchen. MAGNHAGEN (1986) fand bei *P. microps* einen Anstieg der Schwimmaktivität bei Verringerung der Beutetierdich-

te. Auch FONDS & VELDHUIS (1973) nehmen an, daß *Pomatoschistus*-Arten nach dem Fressen weniger aktiv sind als im hungrigen Zustand.



Zusammenfassend kann festgehalten werden, daß die besonderen Bedingungen im Laborexperiment (insbesondere Raumangel, hohe Populationsdichte und Hunger) eine Ausnahmesituation für die Versuchsfische darstellen. Das anzustrebende Ziel, in der Respirationskammer möglichst natürliche Bedingungen zu schaffen, ist aus meßtechnischer Sicht nur begrenzt realisierbar. Rückschlüsse auf freilebende Fische sind deshalb immer mit einem Fehler behaftet. Die Gefahr, die mit der einfachen Übertragung des im Labor gemessenen „Routinestoffwechsels“ auf Wildpopulationen verbunden ist, bedarf keiner weiteren Erläuterung (WEBB 1975). Durch die Verknüpfung von Respirationsmessungen mit Verhaltensparametern kann das Fehlerisiko verringert, wenn auch nicht völlig eliminiert werden.

## 4.2 Aktivitätsrhythmus

Sowohl *Gobiusculus flavescens* als auch *Pomatoschistus minutus* zeigten unter den im Labor simulierten tagesperiodischen Beleuchtungsverhältnissen eine ausgeprägte Rhythmik der Schwimm- und Stoffwechselaktivität. Während die Schwimmgrundel ihre maximale Aktivität in der Dämmerung und am Tag entwickelte, war die Sandgrundel vor allem nachtaktiv. Dieser Unterschied ist bemerkenswert, da die Ausprägung tageszeitlicher Rhythmen (tag-, nacht- oder dämmerungsaktiv) oft familienspezifisch ist (DAVIS & BIRDSOING 1973). HELFMAN (1978 1993) betrachtet die Gobiiden in Bezug auf die Nahrungsaufnahme als vorwiegend tagaktiv.

Während bei der pelagischen Kristallgrundel (*Crystallogobius nilssonii*) die Saugscheibe beim ♀ rückgebildet ist<sup>11</sup> (FRICKE 1987), bilden bei *G. flavescens* die Ventralflossen in beiden Geschlechtern ein Saugorgan. Dies legt die Vermutung nahe, daß sich *Gobiusculus flavescens* auch außerhalb der Fortpflanzungszeit, in der die ♂♂ das Gelege bewachen (GUITEL 1895, COLLINS 1981), an Substrate heftet. GORDON (1983), der die lokomotorische Aktivität von *G. flavescens* in einem Lichtregime LD 12:12 untersuchte, fand in Übereinstimmung mit der vorliegenden Arbeit ein klares Maximum der Schwimmaktivität in den Tagstunden. HANSON (1985) beschreibt, wie sich Schwimmgrundeln im Aquarium nachts an Tange heften oder sich auf den Grund legen. Verschiedene Untersuchungen deuten darauf hin, daß *G. flavescens* auch im Meer nachts das Pelagial verläßt (HERTLING 1953, LIE 1961, OLSEN 1975). Bei eigenen Tauchuntersuchungen konnten am Tag zahlreiche Schwimmgrundelschwärme über *Laminaria* und *Zostera* beobachtet werden, nach Sonnenuntergang waren die Schwärme verschwunden. COSTELLO *et al.* (1990) beobachteten sowohl im Labor als auch *in situ*, wie sich Schwimmgrundeln bei Dunkelheit auf den Boden legten oder an Wasserpflanzen hefteten.

Für den Aktivitätsrhythmus von *P. minutus* finden sich in der Literatur scheinbar widersprüchliche Hinweise. Einige Autoren berichten von einem diurnalen (im

<sup>11</sup>Beim ♂, das die in leeren Polychaetenröhren abgelegten Eier bewacht, sind die verwachsenen Ventralia tubulär.

engeren Sinn) Rhythmus: FONDS & VELDHUIS (1973) beobachteten bei einer Reihe von *Pomatoschistus*-Arten — einschließlich *P. minutus* — die geringste lokomotorische Aktivität während der Nacht. MAGNHAGEN & WIEDERHOLM (1982b) und WIEDERHOLM (1987) untersuchten die Schwimmaktivität von *P. microps* und *P. minutus* unter nicht näher spezifizierten „natürlichen Lichtverhältnissen“. Ihre quantitativen Messungen (Anzahl der Unterbrechungen von Infrarot-Lichtschranken) bestätigten die Beobachtungen von FONDS & VELDHUIS. MAGNHAGEN (1988) fand bei der Sandgrundel unter LD 18:6 (ohne Angabe der Beleuchtungsstärke) ebenfalls einen diurnalen Aktivitätsrhythmus. Bezüglich der Nahrungsaufnahme fanden EDLUND & MAGNHAGEN (1981) bei *P. minutus* und *P. microps* keine signifikanten Unterschiede zwischen den Tag- und den Nachtexperimenten.

Andere Untersuchungen weisen darauf hin, daß die Aktivität von *P. minutus* einem **nokturnalen** Rhythmus folgt: HESTHAGEN (1971 1973) fischte mit BEYER's epibenthischem Schließnetz und fand in den Nachtfängen erheblich mehr Sandgrundeln als in den Tagfängen. HESTHAGEN führte den unterschiedlichen Fangerfolg auf eine erhöhte Schwimmaktivität bei Nacht zurück, schloß aber nicht aus, daß auch eine beleuchtungsabhängige Scheuchwirkung des Fanggeräts für die tageszeitlichen Unterschiede verantwortlich sein könnte<sup>12</sup>. Photographien von RUMOHR (1979) und THIEL & RUMOHR (1979), die in der Kieler Bucht in 20 m Tiefe mit einer automatischen Kamera aufgenommen wurden, stützen die Hypothese von HESTHAGEN. Während auf den Nachtaufnahmen regelmäßig Grundeln im freien Wasser zu sehen waren, fehlten diese auf den Tagaufnahmen. GIBSON & HESTHAGEN (1981) stellten fest, daß *P. minutus* in einem Licht-Dunkel-Zyklus (in der Dunkelperiode war die Beleuchtungsstärke kleiner als 0.1 lx) einen nokturnalen Aktivitäts-Rhythmus zeigt, der — wenn überhaupt — nur eine schwache endogene Komponente beinhaltet<sup>13</sup>. BERGE *et al.* (1983) fanden bei *P. minutus* ebenfalls eine maximale lokomotorische Aktivität in der Dunkelheit. Am Tag war die Bewegungsaktivität der Sandgrundeln relativ niedrig, und die Fische hielten sich fast ausschließlich am Boden auf. Nachts nahm die Bewegungsaktivität zu, und die Versuchstiere schwammen häufiger im freien Wasser umher. Die gleichen Beobachtungen wurden auch in der vorliegenden Arbeit gemacht.

ERIKSSON (1978) recherchierte für diverse Fischarten die Literatur und fand häufig widersprüchlichen Aussagen zum Aktivitätsrhythmus. Nach kritischer Betrachtung der Literaturdaten und eigenen Untersuchungen an der Bachforelle (*Salmo trutta*) und an *Ictalurus nebulosus* kam ERIKSSON zu dem Schluß, daß jahreszeitliche Veränderungen des Lichtregimes zu einer **Inversion** des Tag-Nacht-Rhythmus führen können.

Bachforellen aus hohen Breiten (Polarkreis) zeigen in Abhängigkeit von der Jahreszeit unterschiedliche Aktivitätsrhythmen, wenn sie einem künstlichen Lichtrhythmus ausgesetzt werden. Bei LD 12:12 sind die Forellen im Sommer tagaktiv, im Winter nachtaktiv (ERIKSSON 1978). In der vorliegenden Arbeit war die Lichtpha-

<sup>12</sup>BEYER's epibenthisches Schließnetz hat eine Eintrittsöffnung von nur 50 cm.

<sup>13</sup>Bei Sandgrundeln aus dem Eulitoral konnten die Autoren unter konstanten Lichtverhältnissen einen endogenen Gezeitenrhythmus nachweisen.



se (13 h über 20 lx) im Labor ebenfalls länger als zur entsprechenden Jahreszeit in der Natur. Die Fische wurden jedoch mindestens eine Woche vor dem Experiment an die veränderten Lichtverhältnisse adaptiert. *G. flavescens* zeigte unter diesen Bedingungen keine Inversion des Aktivitätsrhythmus. In einem Vorversuch, der sich vom 12.09.91 bis zum 16.09.91 erstreckte, wurde eine Kammer mit 15 Schwimmgrundeln und die andere Kammer (ohne Substrat und Verstecke) mit 15 Sandgrundeln besetzt. Die Lichtverhältnisse waren die gleichen wie in den späteren Experimenten. *G. flavescens* zeigte wiederum einen diurnalen und *P. minutus* einen nokturnalen Rhythmus der Aktivität und des Sauerstoffverbrauchs.

Auch unter natürlichen Lichtverhältnissen kann sich der Tagesrhythmus im Jahresverlauf umkehren (ERIKSSON 1978). An *P. minutus* führten WESTIN & ANEER (1987) zwei Jahre lang Aktivitätsmessungen in einem mit Tageslicht beleuchteten Raum durch. Im ersten Jahr war *P. minutus* vorwiegend nachtaktiv. Nur im November zeigten die Fische einen eher diurnalen Aktivitätsrhythmus. Im zweiten Versuchsjahr simulierten WESTIN & ANEER die winterlichen Lichtverhältnisse bei Eisbedeckung, indem sie die Fenster mit weißen Tüchern verhängten und damit die maximale Beleuchtungsstärke auf weniger als 20 lx begrenzten. Unter diesen Bedingungen invertierte der Aktivitätsrhythmus der Sandgrundeln von nokturnal zu diurnal. In den hier vorgestellten Experimenten betrug die Beleuchtungsstärke um die Mittagszeit mehr als 100 lx, der beobachtete diurnale Aktivitätsrhythmus ist also im Einklang mit der von WESTIN & ANEER (1987) vorgestellten Inversionshypothese.

HESTHAGEN (1976) untersuchte die lokomotorische Aktivität von Schwarzgrundeln (*Gobius niger*) unter LD 12:12. In der Hellphase betrug die Beleuchtungsstärke 65 oder 160 lx, in der Dunkelphase war mit dem Auge kein Licht wahrnehmbar. In diesen Experimenten waren die Schwarzgrundeln am Tag aktiver als in der Nacht. Bei Verfügbarkeit von Versteckmöglichkeiten ging die lokomotorische Aktivität am Tag zurück, war aber weiterhin deutlich höher als in der Dunkelheit. In einem Experiment wurde der Raum *nicht* völlig verdunkelt, die Beleuchtungsstärke lag jedoch unterhalb der minimalen Empfindlichkeit des verwendeten Lichtsensors ( $E < 0.5$  lx). In der Phase mit geringer Beleuchtungsstärke zeigten die Schwarzgrundeln nun eine um fünf- bis sechsmal höhere Schwimmaktivität als bei absoluter Dunkelheit. Die bei Dämmerlicht gemessene Schwimmaktivität überstieg die kaum verminderte Aktivität während der Hellphase um etwa das Doppelte. Da HESTHAGEN auch bei simulierten Dämmerungsphasen eine erhöhte Schwimmaktivität registrierte, interpretierte er diese Beobachtung als Reaktion auf eine verlängerte Dämmerung. Die hohe Schwimmaktivität bei geringer Beleuchtung könnte aber auch das natürliche Verhalten in der Nacht widerspiegeln, sofern durch atmosphärisches Leuchten, biolumineszierende Planktonorganismen, Mond oder Sternenlicht noch eine visuelle Orientierung möglich ist. Taucher wissen, daß im Flachwasser meist auch nachts noch genügend Licht vorhanden ist, um bei ausgeschalteter Lampe den Partner zu sehen. In der vorliegenden Arbeit wurden deshalb die Restlichtquellen im Versuchsraum nicht vollständig abgedeckt. Auch GIBSON & HESTHAGEN (1981), die bei *P. minutus* ebenfalls einen nokturnalen Rhythmus feststellten, geben an, daß nachts ein Restlicht vorhanden war. Es ist deshalb möglich, daß die widersprüchli-

chen Ergebnisse zum Aktivitätsrhythmus von *P. minutus* auf Unterschiede in der Beleuchtungsstärke während der „Dunkelphase“ zurückzuführen sind.

In der Ontogenese können im Aktivitätsrhythmus von Fischen Phasenverschiebungen bis hin zur Inversion auftreten (PALZER & MEISSNER 1992). Juvenile Sandgrundeln durchlaufen eine pelagische Lebensphase, bevor sie mit 17 bis 18 mm Länge zum eher demersalen Leben übergehen (DUNCKER 1960). Es ist nicht auszuschließen, daß die planktivoren, pelagischen Jungfische tagaktiv sind, mit zunehmenden Alter und Übergang zum Bodenleben aber ihren Rhythmus umkehren und überwiegend nachtaktiv werden. Bei Aussagen zum Aktivitätsrhythmus sind Angaben des untersuchten Größenspektrums deshalb unentbehrlich.

Auch methodische Unterschiede bei der Aktivitätsmessung können zu gegensätzlichen Versuchsergebnissen führen. HESTHAGEN (1980) untersuchte den Tagesverlauf der lokomotorische Aktivität der Fleckengrundel (*P. pictus*) unter LD 12:12. Er brachte in seiner Meßkammer Lichtschranken sowohl am Boden als auch in 10 cm Höhe an. Die unteren Lichtschranken registrierten eine maximale Schwimmaktivität am Tag, mit Maximalwerten in den simulierten Dämmerungsphasen; die oberen Lichtschranken zeigten ein Maximum der Schwimmaktivität in den Nachtstunden an. Wäre auf die Anbringung der oberen Lichtschranken verzichtet worden, so hätten die Ergebnisse leicht mißinterpretiert werden können.

Eine Beeinflussung des Aktivitätsrhythmus durch die IR-Beleuchtung, die für die nächtlichen Videoaufzeichnungen benötigt wurde, ist dagegen unwahrscheinlich. Im Gegensatz zu Süßwasserfischen besitzen Meeresfische bis auf wenige Ausnahmen kein Porphyropsin, sondern Rhodopsin (MUNZ & McFARLAND 1973, LYTHGOE 1979). Man kann daher annehmen, daß Meeresfische, ähnlich wie der Mensch, für Licht mit Wellenlängen von mehr als 700 nm wenig empfindlich sind. In einem Aquarium gehaltene Schwimmgrundeln hefteten sich bei Dunkelheit an die Glas-scheibe (Beobachtung unmittelbar nach Einschalten des Lichtes) oder legten sich auf den Grund. Bei Beleuchtung des Beckens mit der IR-Lampe zeigten die Fische das gleiche Verhalten wie ohne die Lampe.

Wenn wir annehmen, daß freilebende Sandgrundeln in der Regel ein nächtliches Aktivitätsmaximum haben, stellt sich die Frage, worin der Vorteil für die sich vermutlich vorwiegend visuell orientierenden Fische (HEALEY 1971, AARNIO & BONSDORFF 1993) liegt? Möglicherweise sind die Augen von *P. minutus* sehr lichtempfindlich und durch die Nachtaktivität verschafft sich die Art einen sinnesphysiologischen Vorteil gegenüber weniger gut angepaßten Räubern oder Beutetieren. Dafür spricht, daß *P. minutus* bei niedrigen Beleuchtungsstärken eine höhere Flimmerverschmelzungsfrequenz als die tagaktive Schwimmgrundel aufweist (ASANG-SÖRGEL 1992). HAMERLYNCK *et al.* (1993) fanden bei der nahe verwandten Art *P. lozanoi* ein deutliches Maximum der Nahrungsaufnahme während der Nacht. HEMPEL (1956) weist jedoch darauf hin, daß Freß- und Schwimmphasen von demersalen Fischen nicht identisch sein müssen, da zum Auffinden von Bodentieren nur geringe Schwimmleistungen erforderlich sind. Diese Hypothese wurde durch die Untersuchungen von BREGNBALLE (1961) und MUUS (1967) bestätigt. GIBSON & HESTHAGEN (1981) vermuten, daß die nächtliche Schwimmaktivität der Sandgrun-

deln mit Wanderungen zusammenhängen könnte, die im Schutze der Dunkelheit unternommen werden.



In Übereinstimmung mit der verfügbaren Literatur wurde bei *Gobiusculus flavescens* ein diurnaler Rhythmus der Schwimm- und Stoffwechselaktivität beobachtet. *Pomatoschistus minutus* zeigte dagegen einen nokturnalen Aktivitätsrhythmus. Eine vergleichende Betrachtung der Literatur deutet aber darauf hin, daß die Ausprägung des Aktivitätsrhythmus der Sandgrundel vom Tagesverlauf der Beleuchtungsstärke abhängig ist. Leider wird in vielen Publikationen nicht detailliert genug auf die Lichtverhältnisse eingegangen, unter denen die Versuche durchgeführt wurden. Niedrige Beleuchtungsstärken während des Tages, wie sie im Winter in hohen Breiten auftreten, führen vermutlich zu einer Inversion der Tagesrhythmik. Vielleicht spielt auch die Beleuchtungsstärke während der Nacht eine maßgebliche Rolle, so daß *P. minutus* bei „unvollständiger Dunkelheit“ nachtaktiv ist, bei absoluter Dunkelheit aber nur eine geringe Schwimmaktivität zeigt. In vergleichenden Experimenten mit absoluter und „unvollständiger Dunkelheit“ muß diese Hypothese überprüft werden. *P. minutus* kommt in großer Zahl in den Flachwasserzonen unserer Küstengewässer vor. Daher sollte es möglich sein, durch gezielte Tauch- und IR-Video-Beobachtungen auch den Aktivitätsrhythmus freilebender Sandgrundeln zu erforschen, um in dieser grundlegenden Frage Klarheit zu schaffen.

### 4.3 Standardmetabolismus

Als Standardstoffwechsel wird häufig der niedrigste  $O_2$ -Verbrauch bezeichnet, den Versuchstiere bei minimaler Reizung durch die Umwelt am Minimum etwaiger Aktivitätszyklen zeigen (FRY 1947, JOB 1955, KAUSCH 1972). Die Begriffe Basal- oder Grundstoffwechsel werden als Synonyme verwendet (BRETT 1972). Bei Tierarten, die auch in Abwesenheit von äußeren Stimuli eine erhebliche Spontanaktivität zeigen, kann der basale Stoffwechsel aus der empirischen Beziehung zwischen Aktivität und  $O_2$ -Verbrauch indirekt ermittelt werden (SPOOR 1946). BRETT (1964) bestimmte den Standardmetabolismus von Lachsen, indem er den  $O_2$ -Verbrauch bei verschiedenen Schwimgeschwindigkeiten ermittelte, und dann die Regressionsgerade gegen die Geschwindigkeit Null extrapolierte. DUTHIE (1982) führte an Plattfischen Messungen in einem ähnlichen Strömungsrespirometer durch und stellte fest, daß der extrapolierte Ordinatenabschnitt einen wesentlich höheren Wert ergab als die Messungen an ruhenden Fischen. BEAMISH (1964a,b) und BEAMISH & MOOKHERJII (1964) regten die Fische nicht zum kontinuierlichen Schwimmen an, sondern bestimmten mit einer indirekten Methode die freiwillige Schwimmaktivität und benutzten die Beziehung zwischen Spontanaktivität und Respiration zur Abschätzung des Standardstoffwechsels.

In der vorliegenden Arbeit wurden die Messungen an Gruppen von Fischen durchgeführt und die Schwimmaktivität als der über ein Zeitintervall gemittelte Anteil schwimmender Individuen definiert. Der y-Achsenabschnitt der Regressionsgeraden zwischen dem Anteil der schwimmenden Fische und dem  $O_2$ -Verbrauch

kann als Schätzwert für den Standardmetabolismus verwendet werden (Abbildungen 18 und 19). Für die Schwimmgrundel berechnet sich ein minimaler  $O_2$ -Verbrauch von  $4 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Bei der Sandgrundel lag der basale Stoffwechsel um  $0.5 \mu\text{mol} O_2 \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  höher (ca.  $15^\circ\text{C}$ , Fischgewicht  $0.37 \text{ g}$ ). Die rechnerisch ermittelten Werte stimmen mit den Minima der Verbrauchsmessungen im Rahmen der 95 %-Vertrauensbereiche überein (Abbildungen 7 und 9). Während bei *G. flavescens* in allen 6 Experimenten beim ersten Aktivitätsminimum (Nacht) der  $O_2$ -Verbrauch etwas über dem Standardmetabolismus blieb, wurde in den folgenden Nächten der berechnete Grundstoffwechsel erreicht. Bei *P. minutus* sind die Verhältnisse umgekehrt. Das erste Respirationsminimum (Tag) ist in allen 5 Experimenten das niedrigste. Ein zu Versuchsbeginn erhöhter  $O_2$ -Konsum, wie er bei *G. flavescens* registriert wurde, ist bei Stoffwechselmessungen ein weit verbreitetes Phänomen und wird gewöhnlich auf die Stressituation zurückgeführt, die mit dem Umsetzen und der Gewöhnung an eine neue Umgebung verbunden ist (Fry 1957). Über den abnormen Respirationsverlauf bei *P. minutus* können nur Vermutungen angestellt werden. Denkbar ist z.B., daß in der frühen Versuchsphase die Sandgrundeln in der ungewohnten Umgebung keine Territorien beanspruchten und sich deshalb weniger aggressiv verhielten oder einfach „vorsichtig“ waren. Auch ein methodischer Fehler bei der Korrektur des Blindwerts kann nicht ausgeschlossen werden. Dagegen spricht allerdings, daß bei *G. flavescens* der umgekehrte Verlauf der Respirationsrate registriert wurde.

In Tabelle 7 werden die Respirations-Ergebnisse dieser Untersuchung mit Literaturwerten verglichen. HANSON (1985) bestimmte für *G. flavescens* ( $15^\circ\text{C}$ ,  $0.37 \text{ g}$ ) einen Routinestoffwechsel, der um 75 bis 170 % (Herbst bzw. Frühling) über dem hier vorgestellten Wert für den Standardmetabolismus liegt. HANSON nimmt an, daß dieses Stoffwechselniveau annähernd dem basalen Metabolismus entspricht. Folgende Überlegungen sprechen gegen eine solche Annahme:

1. Die Respirationsexperimente wurden in einer geschlossenen Meßkammer durchgeführt und dauerten jeweils nur ca.  $2\frac{1}{2}$  Stunden. Bereits 1 Stunde nach Versuchsbeginn begann die eigentliche Messung. In der vorliegenden Arbeit zeigten die Schwimmgrundeln in der Anfangsphase der Versuche eine erhöhte Respiration (Abb. 7). Der zu Versuchsbeginn gemessene  $O_2$ -Verbrauch stimmt dabei mit dem Wert aus HANSONs Herbstexperimenten ( $7 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ) überein.
2. HANSON schreibt, daß im Verlauf der Messungen der Sauerstoffgehalt des Wassers um 20–60 % abnahm. Bei einer Ausgangskonzentration von 100 % nahm die  $O_2$ -Sättigung des Wassers also auf bis zu 40 % ab. PETERSEN & PETERSEN (1990) registrierten bei *Pomatoschistus minutus* aber schon bei einer  $O_2$ -Sättigung von 60 % einen Anstieg der lokomotorischen Aktivität und damit eine Zunahme des Routinestoffwechsels. Zur Reaktion von *G. flavescens* auf Sauerstoffmangel liegen keine Untersuchungen vor.

**Tab. 7:** Standardmetabolismus (ausgedrückt als  $O_2$ -Verbrauch in  $\mu\text{mol}\cdot\text{g}_w^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ) einiger Fischarten im Vergleich zu den vorliegenden Werten. Die Werte beziehen sich, wenn nicht anders vermerkt, jeweils auf einen 0.37 g schweren Fisch (Naßgewicht) und auf eine Wassertemperatur von ca. 15 °C.

Fischart	Standardmet. [ $\mu\text{mol } O_2\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ]	Salzgehalt	Bemerkungen	Autor(en)
<i>G. flavescens</i>	$4.0 \pm 0.3$	17.9–18.4	20er-Gruppe, Volumen 2450 cm <sup>3</sup> .	vorliegende Arbeit
<i>G. flavescens</i>	7.0 – 10.8*	?	5er- und 10er-Gruppen, geschlossene Apparatur, Respirationsrate im Frühjahr größer als im Herbst.	HANSON 1985
<i>Coryphopterus nicholsii</i>	4.6	33.6	Einzelfisch, Volumen 82.9 cm <sup>3</sup> , Antibiotika, die Schwimmgrundel wurde von einigen Autoren in die Gattung <i>Coryphopterus</i> eingeordnet.	CONGLETON 1974
<i>P. minutus</i>	$4.5 \pm 0.4$	17.6–18.2	10er-Gruppe, Volumen 2450 cm <sup>3</sup> .	vorliegende Arbeit
<i>P. minutus</i>	4.2	19	Einzelfisch, Volumen 35 cm <sup>3</sup> , in Dunkelheit.	PETERSEN & PETERSEN 1990
<i>P. minutus</i>	13.5*	15	Einzelfisch, Messungen in geschlossenen Flaschen mit 0.2- und 1 l Volumen.	HEALEY 1972
<i>P. minutus</i>	4.7	?	Gruppen (10–20 Ind.), große Kammern, Antibiotika.	FONDS & VELDHUIS 1973
<i>P. microps</i>	5.2	?	Gruppen (10–20 Ind.), Antibiot.	dito
<i>P. pictus</i>	(6.4)	?	Gruppen (10–20 Ind.), keine Gewichtsangabe, Antibiotika.	dito
<i>P. lozanoi</i>	(5.3)	?	Gruppe zu 10–20 Ind., keine Gewichtsangabe, Antibiotika.	dito
<i>P. microps</i>	5.0†	9	Einzelfisch, Volumen 9.5 cm <sup>3</sup> .	TOLKSDORF 1977
<i>P. microps</i>	$6.4 \pm 0.5$	6	Messungen im September, frisch gefangene Tiere.	von OERTZEN 1983
<i>P. microps</i>	$8.9 \pm 0.8$	6	Messungen im September, Langzeitadaptation bei einem simulierten Jahreszyklus.	von OERTZEN 1983
<i>Typhlogobius californiensis</i>	1.1	33.6	Einzelfisch, Volumen 82.9 cm <sup>3</sup> , Antibiotika; blinde Grundelart, die vergesellschaftet mit dem Krebs <i>Callinassa affinis</i> lebt.	CONGLETON 1974
<i>Gillichthys mirabilis</i>	3.3	33.6	Einzelfisch, Volumen 82.9 cm <sup>3</sup> , Antibiotika; pazifische Gobiidenart aus dem Eulitoral, fakultativer Luftatmer.	CONGLETON 1974
Plattfische	4.3 – 6.5	?	<i>Platichthys flesus</i> , <i>Limanda limanda</i> , <i>Microstomus kitt</i> .	DUTHIE 1982
<i>Oncorhynchus nerka</i>	14.7	Süßwasser	juvenile Lachse, Strömungsrespirometer.	BRETT 1965
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	12.0	15	Strömungsrespirometer.	RAO 1968

\* Die Autoren nehmen an, daß der gemessene Routinestoffwechsel nur geringfügig über dem Standardmetabolismus liegt.

† Der Standardmetabolismus ist nicht explizit angegeben, deshalb wurde der niedrigste Wert aus einer Graphik entnommen und mit  $k = 0.8$  auf 0.37 g umgerechnet.

3. Die Respirationsmessungen wurden im Hellen durchgeführt (40 W Glühlampe). In der vorliegende Arbeit wurden bei *G. flavescens* die niedrigsten Respirationswerte bei Dunkelheit registriert.
4. Das von HANSON aufgestellte Energiebudget ist nicht ausgeglichen. Die aufgenommene Nahrungsenergie ist kleiner als die Summe aus Respiration, Wachstum und Ausscheidungsprodukte.

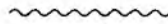
HEALEY (1972) versuchte eine Energiebilanz für die Sandgrundel aufzustellen. Die Respirationsmessungen führte er in abgedunkelten Flaschen durch, in denen sich im Verlauf des Versuchs die  $O_2$ -Konzentration um 15–25 % verringerte. Nach der von HEALEY ermittelten Formel berechnet sich für eine 0.37 g schwere Sandgrundel bei 15 °C ein Routinestoffwechsel von  $13.5 \mu\text{mol } O_2 \cdot g_w^{-1} \cdot h^{-1}$ . Auch HEALEY nimmt an, daß die gemessene Stoffwechselrate nur geringfügig über dem Erhaltungsstoffwechsel hungernder Sandgrundeln liegt. Obwohl HEALEY die mit der Nahrungsaufnahme verbundene Energie (*apparent SDA*<sup>14</sup>) nicht berücksichtigte, kam er zu unausgeglichene Energiebilanzen (Energieverbrauch größer als Konsumtion). Wie bei der Arbeit von HANSON (1985) liegt die Vermutung nahe, daß die sehr hoch angesetzte Stoffwechselrate zu der beobachteten Diskrepanz beitrug.

Der um 67 % niedrigere Respirationswert aus der vorliegenden Arbeit überschätzt vermutlich den basalen Stoffwechsel freilebender Sandgrundeln noch immer. Es muß davon ausgegangen werden, daß die meßtechnisch erforderliche Besatzdichte für die zu Aggressionen neigenden Sandgrundeln einen Streßfaktor darstellte. KINZER (1960) beobachtete, daß die Atemfrequenz inferior gestimmter *Gobius*-Arten erhöht ist. KANDA & ITAZAWA (1986) fanden bei der Süßwassergrundel *Tridentiger obscurus* einen Anstieg des  $O_2$ -Verbrauchs, wenn ein Artgenosse oder ein Spiegelbild in einem Abstand von 10 cm sichtbar wurde. Der kleinste in der Literatur verfügbare Wert zum Standardmetabolismus von *P. minutus* wurde an einem Einzelfisch gemessen (PETERSEN & PETERSEN 1990). Der Wert ( $4.2 \mu\text{mol } O_2 \cdot g_w^{-1} \cdot h^{-1}$ ) liegt an der unteren Grenze des hier für den Grundstoffwechsel der 10er-Gruppe berechneten Vertrauensbereichs. FONDS & VELDHUIS (1973) führten die Respirationsmessungen an *P. minutus* ebenfalls mit Fischgruppen in einer geräumigen Kammer durch. FONDS & VELDHUIS geben für vergleichbare Bedingungen ( $T = 15^\circ\text{C}$ ,  $W_w = 0.37 \text{ g}$ ) einen gegenüber der vorliegenden Arbeit lediglich um 4 % höheren Standardmetabolismus an ( $4.7 \mu\text{mol } O_2 \cdot g_w^{-1} \cdot h^{-1}$ ).

In Tabelle 7 sind einige Literaturwerte zum Standardstoffwechsel von Gobiiden, Plattfischen und Salmoniden den Ergebnissen dieser Arbeit gegenübergestellt. Der gemessene Standardmetabolismus von Schwimm- und Sandgrundeln liegt in dem Bereich der anderer Grundelarten. Bemerkenswert niedrig ist der  $O_2$ -Verbrauch von *Typhlogobius californiensis*, eine extrem an anoxische Bedingungen angepaßte, blinde Art (CONGLETON 1974). Der basale Stoffwechsel von Gobiiden ist vergleichbar

<sup>14</sup>Mit dem Begriff *SDA* für „specific dynamic action“ bezeichnete man ursprünglich einen Anstieg der Respirationsrate nach einer Mahlzeit, der auf die Desaminierung von Proteinen zurückgeführt wurde. Da bei der Nahrungsassimilation neben den Desaminierungen auch andere energieverbrauchende Prozesse stattfinden, spricht man heute von „heat increment“ (KLEIBER 1961) oder „apparent SDA“ (BEAMISH 1974).

mit dem der Plattfische. Aktivere Fischarten, wie z.B. die Salmoniden, haben einen deutlich höheren Standardmetabolismus.



Aus der Geradengleichung zwischen dem Anteil der schwimmenden Fische und dem  $O_2$ -Verbrauch wurde für *Gobiusculus flavescens* ein Standardstoffwechsel von  $4.0 \pm 0.3$  und für *Pomatoschistus minutus* von  $4.5 \pm 0.4 \mu\text{mol } O_2 \cdot g_w^{-1} \cdot h^{-1}$  ermittelt (jeweils bezogen auf einen 0.37 g schweren Fisch). Diese Werte stimmen im Rahmen des angegebenen 95 %-Vertrauensbereichs mit den Messungen anderer Autoren überein. Auch bei der manchmal als „träge“ geltenden Sandgrundel lag der Routinestoffwechsel meist deutlich über dem basalen Metabolismus. Die Annahme, daß bei Grundeln der Routinestoffwechsel nur unwesentlich über dem Standardstoffwechsel liegt, ist nicht haltbar. Ein zu hoch angesetzter Standardmetabolismus hat in der Vergangenheit vermutlich sowohl bei *G. flavescens* als auch bei *P. minutus* zu unausgeglichene Energiebudgets geführt. Der Unterschied im Standardmetabolismus zwischen Schwimm- und Sandgrundeln sollte in Anbetracht der artspezifisch verschiedenen Reaktionen auf die Versuchsbedingungen (schwarmbildend bzw. aggressiv) nicht überbewertet werden.

#### 4.4 Morphologische Voraussetzungen

In der Evolution der Teleostei führte die Ausbildung einer gasgefüllten Schwimmblase zu einer drastischen Reduktion des Unterwassergewichts (JONES & MARSHALL 1953, NIKOLSKI 1963, EASTMAN & DEVRIES 1982). Nimmt die Schwimmblase ca. 5 % des Körpervolumens ein, sind Fische im Meerwasser austariert; im Süßwasser ist dazu ein relatives Volumen von etwa 7 % erforderlich (JONES 1951).

In Lehrbüchern werden die Gobiiden gelegentlich als Beispiel für eine Familie von Knochenfischen aufgeführt, in der die demersale Lebensweise zu einer Reduktion der Schwimmblase geführt hat. MARSHALL (1966) schreibt: „Like Antaeus, son of Poseidon, they derive their strength from contact with mother Earth. A swimbladder is of no use to such fishes and it has accordingly been lost, although it may still be found as a larval organ in the pelagic young of certain flatfishes, bullheads, gobies and others“. DUNCKER (1928) erklärt, daß die Adulten der Gattung *Gobius*, zu der seinerzeit auch *Gobiusculus flavescens* und *Pomatoschistus minutus* gestellt wurden, keine Schwimmblase besitzen. Dieser Fehler pflanzt sich bis in moderne Lehrbücher fort (z.B. TARDENT 1993). Die in der Ostsee vorkommenden Gobiiden besitzen ausnahmslos eine Schwimmblase. Dies gilt auch für die Strandgrundel (*Pomatoschistus microps*), für die in der Literatur diesbezüglich keine näheren Angaben gefunden wurden (eigene Untersuchungen). ALEXANDER (1959c) fand bei *G. flavescens* eine funktionsfähige *Vesica natatoria*. Auch die als demersal geltende *P. minutus* besitzt eine Schwimmblase (ALEXANDER 1959c, HESTHAGEN & KOEFOED 1979). Im Mai fanden HESTHAGEN & KOEFOED ein relatives Schwimmblasenvolumen<sup>15</sup> von 4.7 %, im Juni (zur Fortpflanzungszeit) verringerte sich das Volumen im Mittel auf 2.5 %.

<sup>15</sup>Die Autoren beziehen das prozentuale Schwimmblasenvolumen nicht auf das Volumen des Fisches, sondern auf das Naßgewicht, was zu geringfügig niedrigeren Werten führt.

In der vorliegenden Arbeit wurde bei der Sandgrundel von Oktober bis Dezember ein mittleres Volumen von 3.7 % ermittelt, das Schwimmblasenvolumen variierte jedoch erheblich ( $I_{80} = 2.7$  bis 4.5 %). Die Schwimmblase von *G. flavescens* war im Mittel etwas größer (4.0 %,  $I_{80} = 3.6$  bis 4.4 %). ALEXANDER (1959c) ermittelte für die Schwimmgrundel ein relatives Schwimmblasenvolumen von 5.0 %. Bei dem Vergleich der Schwimmblasenvolumina von Schwimm- und Sandgrundeln sollte berücksichtigt werden, daß die Messungen bei beiden Arten an helladaptierten Fischen durchgeführt wurden. Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß sich bei *P. minutus* das Schwimmblasenvolumen während der nächtlichen Aktivitätsphase vergrößert. KITAJIMA *et al.* (1985) wiesen bei larvalen Seebrassen (*Pagrus major*) Volumenveränderungen der Schwimmblase in Abhängigkeit von der Beleuchtung nach.

In Tabelle 8 sind die Schwimmblasenvolumina, die spezifischen Dichten und die Sinkfaktoren von Gobiiden einigen anderen Knochenfischen gegenübergestellt. Die Schwimmblasen von Schwimm- und Sandgrundeln haben eine ähnliche Größe wie die anderer pelagischer Meeresfische. Die Umgestaltung der Ventralflossen ermöglicht es den Grundeln trotz ihrer im Vergleich zu „echten Bodenfischen“ geringeren Dichte, einen Teil des Tages angeheftet am Substrat zu verbringen. Nach ALEXANDER (1959a) wird die Schwimmblase ihrer Funktion als hydrostatisches Organ gerecht, wenn der Fisch mit ihrer Hilfe die gleiche spezifische Dichte wie die des ihn umgebenden Mediums erreicht. Im Mittel hatten die Schwimmgrundeln, wie die meisten pelagischen Fische, einen leichten Abtrieb. Es wurden aber auch mehrfach vollkommen austarierte Individuen beobachtet. Die Kapazität der Schwimmblase reicht also potentiell zur Kompensation des Abtriebs aus. Der Abtrieb kann daher, zumindest bei der Schwimmgrundel, nicht als mangelhafte Anpassung an das pelagische Leben interpretiert werden. Möglicherweise hilft ein langsames Absinken bei der Stabilisierung des Körpers im Raum (LOCHHEAD 1942, STRICKLER 1970). Durch das schnellere Absinken des Hinterendes kommt der Fisch außerdem in eine um ca. 30 bis 60° gegen die Horizontale geneigte Schwimmage, aus der Planktontiere gut wahrgenommen werden können (DUNTLEY 1963, BLAXTER & JONES 1967, TAMURA 1957, TAMURA & WISBY 1963, LYTHGOE 1979, JANSSEN 1981, THETMEYER & KILS in Vorb.).

Für eine im Flachwasser lebende Fischart sind kleine Vertikalbewegungen mit relativ großen Volumenänderungen der Schwimmblase verbunden. Wenn ein in Oberflächennähe lebender Fisch nur 10 cm nach oben schwimmt, vergrößert sich das Volumen seiner Schwimmblase um ca. 1 %. Bei einer weniger gefüllten Schwimmblase bleibt einem physoklisten Fisch ein größerer Spielraum für kurzzeitige Exkursionen in Richtung Oberfläche, ohne dadurch zuviel Auftrieb zu erfahren oder gar innere Verletzungen zu erleiden. Dies mag ein Grund dafür sein, daß pelagische Fische ihr Unterwassergewicht nicht ausschließlich mit Hilfe der Schwimmblase verringern. Auch nach Evakuierung der Schwimmblase hatten die Schwimmgrundeln eine geringere Dichte als Sandgrundeln, denen ebenfalls die Schwimmblase entleert wurde. Ohne den Auftrieb der Schwimmblase hat *G. flavescens* etwa die gleiche Dichte wie *Pleuronectes platessa*, der, wie den meisten Plattfischen, eine Schwimmblase fehlt.



**Tab. 8:** Relatives Schwimmblasenvolumen, spezifische Dichte und Sinkfaktor  $SF$  von einigen Fisch- und Crustaceenarten. Falls die Autoren nicht sowohl Dichte als auch Sinkfaktor angegeben haben, wurde die fehlende Größe berechnet. Lagen keine Angaben zu Temperatur und Salzgehalt vor, wurde für die Dichte des Meerwassers  $1.026 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$  angenommen. HESTHAGEN & KOEFOED (1979) beziehen das prozentuale Schwimmblasenvolumen nicht auf das Körpervolumen, sondern auf das Körpergewicht, was zu geringfügig kleineren Werten führt.

Fischart	Schwbl.- volumen [%]	Dichte [ $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$ ]	$SF$	Autor
<b>Gobiidae:</b>				
<i>Gobiusculus flavescens</i>	5.0	1.028	1002	ALEXANDER (1959c)
<i>G. flavescens</i>	4.0	1.020	1008	vorliegende Arbeit
<i>Pomatoschistus minutus</i>	2.0	—	—	ALEXANDER (1959c)
<i>P. minutus</i> (Mai)	4.7	—	—	HESTHAGEN & KOEFOED (1979)
<i>P. minutus</i> (Juni)	2.5	—	—	HESTHAGEN & KOEFOED (1979)
<i>P. minutus</i> (Okt.–Dez.)	3.7	1.033	1019	vorliegende Arbeit
<i>Gobius paganellus</i>	1.2	—	—	ALEXANDER (1959c)
<i>G. paganellus</i>	0.3	1.110	1082	PLATTNER (1941)
<i>G. niger</i>	2.2	—	—	ALEXANDER (1959c)
<b>Gobiidae, Schwimmbl. evakuiert:</b>				
<i>G. flavescens</i>	evakuiert	1.064	1051	vorliegende Arbeit
<i>P. minutus</i>	evakuiert	1.075	1060	vorliegende Arbeit
<b>andere Meeresfische:</b>				
<i>Spinachia spinachia</i>	5.5	1.030	1004	ALEXANDER (1959c)
<i>Zeus faber</i>	4.3	1.018	992	PLATTNER (1941)
<i>Merlangius merlangus</i>	3.6	1.025	999	ALEXANDER (1959c)
<i>Blennius pholis</i>	fehlt	1.070	1043	PLATTNER (1941)
<i>Pleuronectes platessa</i>	fehlt	1.063	1036	LOWNDES (1941)
<i>Scomber scombrus</i>	fehlt	1.071	1043	MAGNAN (1929)
<b>Süßwasserfische:</b>				
<i>Rutilus rutilus</i>	9.9	1.003	1003	ALEXANDER (1959b)
<i>Carassius auratus</i>	8.3	0.991	991	PLATTNER (1941)
<i>Perca fluviatilis</i>	7.5	1.005	1005	JONES (1951)
<i>Salmo trutta</i>	5.1	1.008	1008	ALEXANDER (1959c)
<b>marine Crustaceen</b>				
<i>Euphausia superba</i> (0.37 g)	fehlt	1.059	1032	KILS (1981)
<i>Crangon crangon</i>	fehlt	1.111	1083	LOWNDES (1941)
<i>C. crangon</i> (0.37 g)	fehlt	1.088	1060	KILS (1981)
<i>Carcinus maenas</i>	fehlt	1.207	1177	LOWNDES (1941)

Die beiden Gobiiden unterschieden sich deutlich in ihrem Wassergehalt. Bei einer 0.37 g schweren Schwimmgrundel betrug der Wassergehalt etwa 75.4 %, wohingegen eine gleichschwere Sandgrundel 79.1 % Wasser enthielt. Das bedeutet umgekehrt, daß bei den Schwimmgrundeln der Gewichtsanteil des Trockengewichts höher war. Beide Arten hatten ein fast identisches Verhältnis zwischen Asche- und Naßgewicht, also muß für den Dichteunterschied die organische Substanz (aschefreies Trockengewicht) verantwortlich sein. Das aschefreie Trockengewicht von Fischen setzt sich hauptsächlich aus Proteinen und Lipiden zusammen. Da Eiweiße eine höhere spezifische Dichte als Wasser besitzen, ist anzunehmen, daß das geringere Unterwassergewicht der Schwimmgrundeln bei entleerter Schwimmblase auf einen höheren Lipidgehalt zurückzuführen ist.

Bathypelagische und nicht vertikal migrierende mesopelagische Fische erreichen den Schwebzustand vornehmlich durch einen hohen Wassergehalt und durch Skelettreduktionen (DENTON & MARSHALL 1958, CHILDRESS & NYGAARD 1973, NEIGHBORS & NAFFAKTITIS 1982, YANCEY *et al.* 1989). Epipelagische Fische tarieren dagegen vor allem durch die Ausbildung einer Schwimmblase, einen hohen Lipidgehalt und durch den Einsatz von Stoffwechselenergie (CHILDRESS & NYGAARD 1973, CLARKE *et al.* 1984). Die gegenläufige Beziehung zwischen Wasser- und Lipidgehalt wird besonders bei Fischen ohne Schwimmblase deutlich. Bei den antarktischen Notothenioiden haben die demersalen Arten einen hohen Wasser- und einen niedrigen Lipidgehalt, die pelagischen Arten hingegen einen hohen Lipid- und einen niedrigen Wassergehalt (EASTMAN 1985, FRIEDRICH 1992).

Innerhalb der Cephalopoda (Sepioidea und Nautiloidea), Gastropoda (*Janthina*) und Siphonophora haben konvergente Entwicklungen ebenfalls zu gasgefüllten Auftriebskörpern geführt. Bei pelagischen Crustaceen wurde dieser Weg, den Abtrieb zu vermindern, nicht eingeschlagen. Nektonische und planktische Crustaceen verringern ihre spezifische Dichte durch Reduktionen des Exoskelets (PÜTZ & BUCHHOLZ 1991), oder sie vermindern durch eine Reduktion der Körpergröße (kleine Reynoldszahl) den Einfluß der Abtriebskräfte. Pelagische Tiefseecrustaceen besitzen hohe Lipidgehalte (CHILDRESS & NYGAARD 1973). In Tab. 8 sind die Dichte und der Sinkfaktor von *Euphausia superba* (pelagisch), *Crangon crangon* (benthopelagisch) und *Carcinus maenas* (benthisch) den entsprechenden Werten von Fischen mit und ohne Schwimmblase gegenübergestellt. Interessant ist, daß selbst Schollen oder Schwimmgrundeln, denen die Schwimmblase entleert wurde, nicht wesentlich dichter als die pelagisch lebenden Euphausiaceen sind.

Die Schwimmblasen der Schwimm- und Sandgrundeln kompensierten im Durchschnitt 84 bzw. 68 % des Abtriebs, den die Fische ohne dieses hydrostatische Organ erfahren würden. Das entspricht etwa 4.1 bzw. 3.9 % des Naßgewichts. Den verbleibenden Abtrieb kompensieren die Grundeln vor allem durch Schwimmbewegungen mit den Brustflossen. Die *Pectoralia* erzeugen beim labriformen Schwimmen auch den Vortrieb. Durch das Abspreizen dieser Flossen kann der Fisch bremsen oder die Sinkgeschwindigkeit reduzieren. Synchrone Pectoralflossen-Bewegungen helfen beim „Sich-Einsanden“. Männliche Grundeln benutzen die *Pectoralia* zum „Gelegewischen“ und zur Versorgung der Eier mit Frischwasser (KINZER 1960). Bei *G. flavescens* wurde außerdem ein asynchrones Fächeln im freien Wasser beobachtet. Das

Fächeln könnte in der Natur dazu dienen, Beutetiere aufzuscheuchen. KILS (pers. Mitt.) beobachtete bei Heringen, wie Copepoden durch Schwanzflossenschläge aufgescheucht und von nachfolgenden Schwarmmitgliedern gefressen wurden. Zwischen Schwimm- und Sandgrundeln konnte kein signifikanter Unterschied in der Größe der Pectoralflossen bei gleicher Fischlänge nachgewiesen werden.

Die Caudalflossen werden bei den Grundeln hauptsächlich für Richtungsänderungen sowie zum Beutefang und der Flucht eingesetzt. Außerdem hat die Schwanzflosse eine Funktion bei der Balz, beim Kampf und beim Graben (KINZER 1960). Bei einer Totallänge von 45 mm hatte *G. flavescens* eine um ca. 19 % größere Schwanzflosse als *P. minutus*. Möglicherweise kann dieser Unterschied als eine Anpassung an das Beutefangverhalten verstanden werden. Beim Jagen von schnell flüchtenden Planktonorganismen schnellt die Schwimmgrundel aus einer S-förmigen Körperkrümmung heraus auf das Beutetier zu. Dabei kann der Kopf des Fisches eine Geschwindigkeit von mehr als 17 Körperlängen pro Sekunde erreichen (erste Auswertungen von *in-situ*-Videoaufnahmen). Der Schwanzflosse kommt dabei eine wichtige Funktion als Antriebsorgan zu (WEIHS 1973, WEBB 1978 1984, FRITH & BLAKE 1991). Zwar finden sich in den Mägen von Sandgrundeln gelegentlich auch schnellflüchtende Beuteorganismen, wie Mysidaceen oder Copepoden, die wichtigsten Nährtiere von *P. minutus* haben aber nur ein geringes Fluchtpotential (z.B. Amphipoden, Isopoden, Polychaeten und Muscheln). Mit abnehmender Körperlänge wird der interspezifische Unterschied zwischen den Flächen der Caudalflossen geringer. Die Funktionen aus Abb. 27 schneiden sich bei  $x = 21.7 \text{ mm}$ ; demnach hätten Grundeln mit einer Totallänge von ca. 22 mm gleich große Caudalflossen. Wenn die Hypothese, daß zwischen dem Nahrungsspektrum und der Fläche der Caudalflosse ein Zusammenhang besteht, richtig ist, sollte man erwarten, daß sich die Nahrung der kleinen Grundeln stärker ähnelt als die der großen. Wie bereits erwähnt, sind die frühen Jugendstadien von *P. minutus* pelagisch. Sie bilden sogar mit den Juvenilen von *G. flavescens* heterotypische Schwärme (eigene Beobachtungen). Erst mit einer Länge von 17 bis 18 mm gehen die Sandgrundeln zu einer eher demersalen Lebensweise über (DUNCKER 1960). Es ist deshalb naheliegend, daß sich *P. minutus* während der pelagischen Jugendphase wie *G. flavescens* vornehmlich von Planktonorganismen ernährt.



Die Umgestaltung der Ventralflossen zu einem Haftorgan ermöglicht es *Gobiusculus flavescens* und *Pomatoschistus minutus*, den energetischen Vorteil eines hydrostatischen Organs zu nutzen und trotzdem zeitweise am Grund zu liegen oder sich an Wasserpflanzen anzuheften. Auch alle anderen in der westlichen Ostsee lebenden Grundeln besitzen eine Schwimmblase. Die semipelagischen Schwimmgrundeln hatten im Mittel ein größeres Schwimmblasenvolumen als die Sandgrundeln. Das Schwimmblasenvolumen war jedoch sehr variabel. In künftigen Untersuchungen muß überprüft werden, ob ein tageszeitlicher Zyklus des Schwimmblasen-Füllungsgrads beim Vergleich der Arten berücksichtigt werden muß. *G. flavescens* hatte auch nach künstlicher Evakuierung der Schwimmblase ein geringeres Unterwassergewicht als *P. minutus*. Gobiiden schwimmen hauptsächlich mit den Pectoralflossen (*labriform*). Zwischen den untersuchten Arten unterschieden sich die Flächen der Pectoralia nicht

signifikant. Die Caudalflosse wird für rasche Bewegungen (Angriff, Flucht) eingesetzt. Bei der planktivoren Schwimmgrundel nahm die Fläche der Schwanzflosse stärker mit der Körperlänge zu als bei *P. minutus*. Bei einer Totallänge von 45 mm hatten Schwimmgrundeln eine um fast 1/5 größere Schwanzflosse als Sandgrundeln.

#### 4.5 Die energetischen Kosten für das Leben im Pelagial

Wie bereits erwähnt, kann der Standardstoffwechsel (der  $O_2$ -Verbrauch bei 0 % Aktivität) durch Extrapolation der Regressionslinie zwischen Aktivität und Respiration geschätzt werden (SPOOR 1946). In der vorliegenden Arbeit wurde die Aktivität anhand des über einen kurzen Zeitraum gemittelten Anteils der schwimmenden Individuen einer Gruppe von Fischen quantifiziert. Durch die Verwendung dieses Aktivitätskriteriums kann aus der Beziehung zwischen Schwimmaktivität und Respiration nicht nur der Stoffwechsel ruhender, sondern in analoger Weise auch der  $O_2$ -Verbrauch schwimmender Fische abgeleitet werden ( $O_2$ -Verbrauch bei 100 % Aktivität). Unter der Annahme, daß der basale Metabolismus beim Schwimmen ungefähr den gleichen Betrag ausmacht wie bei einem ruhenden Fisch, ergeben sich die energetischen Kosten für spontane Schwimmaktivität aus der Steigung der Regressionsgeraden bzw. aus der Differenz zwischen dem (extrapolierten)  $O_2$ -Verbrauch beim Schwimmen und dem Standardstoffwechsel. Neuere Untersuchungen weisen darauf hin, daß Tiere in der Lage sind, die basalen Stoffwechselleistungen bei der Verrichtung von externer Arbeit zu reduzieren (WIESER 1989, KAUFMANN & WIESER 1992). Der berechnete Differenzbetrag unterschätzt deshalb möglicherweise den Energiebetrag, der für lokomotorische Aktivität aufgebracht werden muß. Die Regression zwischen dem Anteil der schwimmenden Fische und dem Sauerstoffverbrauch erklärt nur etwa die Hälfte der metabolischen Variabilität. Als weitere Einflußgrößen kommen Meßfehler (insbesondere durch Schwankungen der mikrobiellen Atmung), Unterschiede in der Schwimmaktivität vor und nach der ausgewerteten Videosequenz, endogene Faktoren und die Spontanaktivität der Fische in Betracht.

Für den  $O_2$ -Verbrauch beim Schwimmen wurde für *Gobiusculus flavescens*  $8.0 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  und für *Pomatoschistus minutus*  $8.8 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  ermittelt (Naßgewicht = 0.37 g, ca. 15 °C). Die Stoffwechseldifferenz zwischen schwimmenden und ruhenden Fischen betrug für *G. flavescens*  $4.0 \mu\text{mol } O_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  und für *P. minutus*  $4.3 \mu\text{mol } O_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Die schwimmenden Grundeln verbrauchten damit etwa doppelt soviel  $O_2$  wie ruhende Tiere. Zwar ist auch aufgrund der morphometrischen Betrachtungen zu erwarten, daß *P. minutus* für das Schwimmen etwas mehr Energie benötigt als *G. flavescens*, der gemessene Unterschied ist jedoch statistisch nicht signifikant. Es ist anzunehmen, daß die hungrigen Fische vor allem Lipide und Proteine metabolisierten (BRETT & GROVES 1979). Legen wir deshalb ein oxykalisches Äquivalent<sup>16</sup> von  $448 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$  zugrunde (das Mittel aus den Werten für Fette und Eiweiße), so beträgt der zusätzliche Energiebedarf bei spon-

<sup>16</sup>Das oxykalisches Äquivalent bei pH 7  $\Delta_c H'_{O_2}$  hat für den Metabolismus von Fetten einen Wert von  $445 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$  und für Kohlenhydrate  $478 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$ . Werden Proteine ammoniotetisch metabolisiert, beträgt  $\Delta_c H'_{O_2}$   $451 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$  (GNAIGER 1983).

taner Schwimmaktivität für *G. flavescens* ( $W_w = 0.37$  g) etwa  $1.8 \cdot 10^{-4}$  W und für *P. minutus* ( $W_w = 0.37$  g) ca.  $2.0 \cdot 10^{-4}$  W.

Wir wollen nun abschätzen, wieviel Energie die Grundeln physikalisch benötigen, um den Abtrieb zu kompensieren. BLAKE (1979a,b) untersuchte die Hydrodynamik des *hovering* beim Mandarinfisch (*Synchiropus picturatus*, Callionymidae). BLAKE berechnete, daß der Fisch eine spezifische Leistung von  $0.077 \text{ W} \cdot \text{N}^{-1}$  aufbringen muß, um zu schweben, wenn er sich mit einem Abstand von mehr als dem 3fachen des Brustflossendurchmessers über dem Boden befindet. Eine Schwimmgrundel mit einem Gewicht von 370 mg erfährt im Wasser einen Abtrieb von ca. 3.0 mg ( $2.9 \cdot 10^{-5}$  N), eine gleichschwere Sandgrundel muß einen Abtrieb von ca. 6.7 mg ( $6.6 \cdot 10^{-5}$  N) kompensieren. Legen wir für die Grundeln die von BLAKE am Mandarinfisch ermittelte spezifische Leistung zugrunde, so ergibt sich ein Energiebedarf von  $2.2 \cdot 10^{-6}$  W für *G. flavescens* und  $5.1 \cdot 10^{-6}$  W für *P. minutus*. Nehmen wir für die Effizienz der Muskulatur  $\eta_m$  einen Wert von 0.2 an, so resultiert ein effektiver Energiebedarf von  $1.1 \cdot 10^{-5}$  bzw.  $2.6 \cdot 10^{-5}$  W. Das entspricht lediglich 6.1 bzw. 13.0 % des Wertes, der durch die Respirationsmessungen ermittelt wurde. Die Annahme, daß die an *S. picturatus* ermittelte spezifische Leistung für das Schweben mit der von Grundeln vergleichbar ist, muß kritisch betrachtet werden. Der Mandarinfisch schwimmt mit undulierenden Brustflossenbewegungen, während die untersuchten Grundeln oszillierend mit den Brustflossen schlagen. BLAKE behandelte die Brustflossen von *S. picturatus* als *actuator disks*. Das ist ein idealisierter Antrieb, der in dem Medium, das die Antriebsfläche passiert, einen plötzlichen Druckanstieg erzeugt. Dieses hydrodynamische Modell wird in der Schiffs- und Luftfahrttechnik erfolgreich angewendet. Vielleicht ist aber zur Beschreibung des Pectoralflossen-Antriebs bei Grundeln eher ein Modell geeignet, das auf der beim Rudern erzeugten Reibung basiert — die sogenannte *blade-element*-Theorie (ADRIAENS *et al.* 1993).

BLAKE (1979c 1980 1981 1982) analysierte mit der *blade-element*-Theorie die Effizienz des Brustflossenantriebs am Skalar (*Pterophyllum eimekei*, Cichlidae). Bei einer Schwimmgeschwindigkeit von  $0.04 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$  gibt BLAKE für den vollständigen Schlagzyklus der *Pectoralia* eine Effizienz  $\eta_p = 0.16$  an. Die Energie, die ein Fisch mindestens aufbringen muß, um sich für ein Zeitintervall auf einem konstanten Niveau in der Wassersäule zu halten, entspricht dem Verlust an potentieller Energie, die der inaktive Fisch in dieser Zeit durch Absinken erfahren würde (KILS 1981). Die aufzubringende Leistung ist also gleich dem Produkt aus Abtrieb und Sinkgeschwindigkeit. Eine 370 mg schwere Schwimmgrundel mit einem Abtrieb von  $2.9 \cdot 10^{-5}$  N und einer Sinkgeschwindigkeit von  $0.004 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$  muß also mindestens eine Leistung von  $1.16 \cdot 10^{-7}$  W erzeugen. Setzen wir für  $\eta_p = 0.16$  ein und nehmen für  $\eta_m = 0.2$  an, so ergibt sich eine erforderliche Leistung von ca.  $3.6 \cdot 10^{-6}$  W. Das entspricht nur 2 % des respiratorisch ermittelten Wertes.

Bei den bisherigen Überlegungen haben wir vernachlässigt, daß die Grundeln meist nicht konstant auf einem Niveau schwimmen (*hovering*), sondern sich rhythmisch einige Zentimeter auf und ab bewegen. BAINBRIDGE (1952) beobachtete ein vergleichbares Schwimmverhalten bei *Calanus finmarchicus* und bezeichnete es als „*hop and sink*“. Bei diesem Schwimmverhalten muß die Körpermasse regelmäßig beschleunigt werden. Wir wollen nun mit einer Überschlagsrechnung abschätzen,

ob die beobachtete Diskrepanz zwischen dem theoretischen und dem empirisch ermittelten Energiebedarf mit der Leistung für diese Beschleunigungen erklärt werden kann. In dem in Abb. 5 dargestellten Beispiel beschleunigte die Schwimmgrundel aus einer Absinkbewegung von  $ca. -0.004 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$  auf eine nach oben gerichtete Bewegung von  $+0.01 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ . Die Änderung des vertikalen Geschwindigkeitsvektors beträgt also  $0.014 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ . Da sich die Grundeln nicht nur auf und ab, sondern auch in der horizontalen Ebene bewegen, setzen wir für unsere Überschlagsrechnung als horizontale Geschwindigkeitskomponente den gleichen Wert wie für die Vertikalbewegung ein und erhalten für den resultierenden Geschwindigkeitsvektor  $\sqrt{0.014^2 + 0.014^2} \approx 0.02 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ . Die Beschleunigungs-Arbeit entspricht der Änderung der kinetischen Energie:

$$\frac{m}{2} \cdot v^2 = 0.5 \cdot 3.7 \cdot 10^{-4} \text{ kg} \cdot 0.02^2 \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-2} = 7.4 \cdot 10^{-8} \text{ J}$$

Die Mitbeschleunigung des Wassers, das den Fisch unmittelbar umgibt (engl. *added mass*), ist bei Schnellstarts von Bedeutung (DANIEL 1984), wurde aber in Anbetracht der niedrigen Endgeschwindigkeit vernachlässigt. Berücksichtigen wir wiederum die Effizienzen des Antriebs und der Muskulatur mit  $\eta_p = 0.16$  und  $\eta_m = 0.2$ , so erhalten wir einen Energiebedarf von  $2.3 \cdot 10^{-6} \text{ J}$  pro Beschleunigung. In dem in Abb. 5 dargestellten Beispiel führte die Schwimmgrundel 7 Beschleunigungen in 50 s durch, die Leistung für die Beschleunigungen beträgt also  $3.2 \cdot 10^{-7} \text{ W}$ , das sind nur knapp 0.2 % des empirisch ermittelten Werts für die gesamte Schwimmleistung. Vermutlich ist für Tiere mit Körperanhängen, die wie Fallschirme ausgebreitet werden können (z.B. große Pectoralflossen), das *hop and sink* die energetisch günstigere Alternative zum *hovering* (HAURY & WEIHS 1976, ALEXANDER 1990). Vielleicht tragen die Pendelbewegungen außerdem zur Stabilisierung der Raumlage bei und vergrößern das Volumen, das nach Nahrung durchsucht werden kann (LOCHHEAD 1942, STRICKLER 1970, HAURY & WEIHS 1976).

Um uns eine Vorstellung über die Bedeutung der viskosen Kräfte zu verschaffen, können wir die Reynoldszahl  $R$  berechnen, die von der Fischlänge  $l$ , der Schwimmgeschwindigkeit  $v$  und der kinematischen Viskosität  $\nu$  (bei  $T = 15^\circ \text{C}$  und  $S = 15 \text{ psu}$  ist  $\nu = 1.16 \cdot 10^{-6} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ ) abhängt:

$$R = \frac{l \cdot v}{\nu}$$

Für  $v = 0.02 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$  und  $l = 0.04 \text{ m}$  ist  $R \approx 700$ . In einem Reynoldszahlbereich von  $10^{-2}$  bis  $10^3$  haben Viskosität und Trägheit eine ähnliche Bedeutung für die Bewegung des Tieres. Die bei einer konstanten Geschwindigkeit  $v$  erforderliche Leistung zur Überwindung des Strömungswiderstandes  $D$  kann wie folgt abgeschätzt werden:

$$\text{Leistung} = D \cdot v = \frac{\rho_w v^3 A_w C}{2} = 0.5 \cdot 1011 \cdot 0.02^3 \cdot 4 \cdot 10^{-4} \cdot 0.1 \approx 1.6 \cdot 10^{-7} \text{ W}.$$

Dabei wurde für die Dichte des Wassers  $\rho_w$   $1011 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$  eingesetzt, die benetzte Oberfläche des Fisches  $A_w$  auf  $4 \text{ cm}^2$  geschätzt<sup>17</sup> und für den Widerstandskoeffizienten  $C$

<sup>17</sup>Zur Abschätzung der Oberfläche wurde an verschiedenen Stellen des Fischkörpers der Umfang mit einem Bindfaden gemessen.

wurde 0.1 angenommen (BLICKHAN pers. Mitt.). Beim *hop and sink* erreichte die Grundel die hier eingesetzte Geschwindigkeit ( $0.02 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ) nur kurzzeitig, der berechnete Wert überschätzt deshalb die tatsächlich aufzubringende Leistung. Setzen wir wiederum für  $\eta_p = 0.16$  und  $\eta_m = 0.2$  ein, so berechnet sich der Energiebedarf einer kontinuierlich mit  $0.02 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  schwimmenden Grundel auf  $5\cdot 10^{-6} \text{ W}$  (ca. 3 % des respiratorisch ermittelten Energiebedarfs für spontane Schwimmaktivität).

WEBB (1974) untersuchte die Effizienz des Pectoralflossen-Schwimmens bei *Cymatogaster aggregata* (Embiotocidae). Die kinematischen Analysen von WEBB (1973) ergaben, daß *C. aggregata* die Brustflossen oszillierend bewegt, der Vor- und Auftrieb wird dabei durch einen dem Vogelflug vergleichbaren Mechanismus erzeugt. Zwischen der berechneten Energie zur Kompensation des Wasserwiderstands und der gemessenen Respiration fand WEBB (1974) bei großen Schwimgeschwindigkeiten ( $0.58 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ) eine Effizienz  $\eta_{\text{gesamt}}$  von 0.12 bis 0.13,  $\eta_p$  schätzt der Autor auf 0.6 bis 0.84. Mit abnehmender Schwimgeschwindigkeit verringert sich die Effizienz des Brustflossen-Antriebs, wenn auch nicht so drastisch wie beim carangiformen oder subcarangiformen Schwimmen (WEBB 1984). WEBB (1974) geht in seinen Betrachtungen nicht weiter auf niedrige Schwimgeschwindigkeiten ein; aus einer graphischen Darstellung und den Angaben des Autors über den Einfluß verschiedener Reibungskräfte kann jedoch geschlossen werden, daß  $\eta_{\text{gesamt}}$  bei einer Schwimgeschwindigkeit von  $0.05 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  nur ca.  $4.3$  bis  $4.9\cdot 10^{-3}$  beträgt.

Die hier angewendeten hydrodynamischen Modelle zum Brustflossen-Schwimmen wurden an Fischen entwickelt, die mit hohen Geschwindigkeiten schwammen oder aufgrund ihrer hohen spezifischen Dichte<sup>18</sup> einen starken Abtrieb kompensieren mußten. Die Übertragung dieser Modelle auf die untersuchten Grundeln kann zu einer Unterschätzung des Energieverbrauchs führen, da die Effizienzen der Antriebsorgane ( $\eta_p$  und  $\eta_m$ ) unter der geringen Belastung der fast austarierten Fische vermutlich verringert sind. Andererseits ist anzunehmen, daß die Gobiiden physiologische und morphologische Anpassungen entwickelt haben, um diesem Problem entgegenzuwirken. Als eine verhaltensphysiologische Anpassung kann wiederum das *hop and sink* betrachtet werden. Statt kontinuierlich mit den Brustflossen zu schlagen, um exakt den Abtrieb zu kompensieren (wozu die Grundeln durchaus in Lage sind), lassen sich die Tiere einige Sekunden absinken und schwimmen dann mit einem relativ kräftigen Flossenschlag wieder nach oben. Durch die stärkere Belastung können die Antriebsorgane beim *hop and sink* effektiver arbeiten als beim kontinuierlichen Schwimmen. Da die Brustflossen synchron bewegt werden, treten Winkelbeschleunigungen nur in einer vertikalen Ebene auf (beim *hovering* schlagen die Brustflossen asynchron). Es ist anzunehmen, daß die Energieersparnis beim *hop and sink* die geringen Verluste zur Überwindung von Reibungs- und Trägheitskräften (s.o.) überkompensiert.

Die naheliegendste Erklärung für die große Diskrepanz zwischen dem berechneten und dem gemessenen Energieverbrauch ist, daß die verfügbaren hydrodynamischen Modelle dem komplexen Bewegungsmuster der Tiere nicht gerecht werden (dafür wurden die Modelle auch nicht entwickelt). Vermutlich ist bei Knochenfischen mit

<sup>18</sup>BLAKE (1979a,b) gibt für den Mandarinfisch eine Dichte von  $1.12 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$  an.

gut ausgebildeter Schwimmblase der Energiebedarf für die Kompensation des Abtriebs von untergeordneter Bedeutung. Das würde erklären, warum bei den untersuchten Grundelarten trotz deutlich verschiedener Unterwassergewichte kein signifikanter Unterschied im Energieverbrauch bei spontaner Schwimmaktivität festgestellt werden konnte. BLICKHAN (pers. Mitt.) nimmt an, daß bei niedrigen Schwimmgeschwindigkeiten die Arbeit für das Manövrieren und Balancieren den Energiebedarf zur Kompensation des Abtriebs um ein Vielfaches übersteigen kann. FORSTNER & WIESER (1990) beobachteten, daß bei *Rutilus rutilus* Drehungen und komplexe Manöver mit einem hohen Energieverbrauch verbunden sind. Nicht auszuschließen ist, daß zur Stabilisierung der Brustflossen auch eine gewisse „Haltearbeit“ notwendig ist. Außerdem erhöhen sich beim Schwimmen die Kosten für Osmoregulation, Ventilation und Blutzirkulation (RAO 1968, WEBB 1971a,b 1975). Die hohe Varianz der Respirationsrate bei einem gegebenen Anteil schwimmender Fische (Abb. 18 und 19, Seite 37) weist darauf hin, daß spontane Bewegungen (Beschleunigungen und Wendemanöver) einen bedeutenden Einfluß auf den Energieverbrauch haben. Basierend auf kinematischen Untersuchungen kommt WEBB (1991) zu dem Schluß, daß bei der Regenbogenforelle der Energieverbrauch bei spontaner Schwimmaktivität (Routine-Schwimmen) etwa dreimal höher ist als beim kontinuierlichen Schwimmen bei gleicher Geschwindigkeit. BOISCLAIR & TANG (1993) ziehen aus einer umfangreichen Literaturstudie den Schluß, daß der Energiebedarf beim Routine-Schwimmen sogar um einen Faktor 6.4 bis 14.0 gegenüber kontinuierlichem Schwimmen (z.B. in einem Tunnelrespirometer) erhöht ist. Die Schwimmgeschwindigkeit, der dominante Parameter im Energiebudget bei linearer Fortbewegung, kann somit recht unbedeutend sein, wenn die Spontanaktivität hauptsächlich aus Drehungen, Beschleunigungen und anderen abrupten Bewegungsänderungen besteht (FORSTNER & WIESER 1990). Es ist deshalb nicht verwunderlich, daß auch der Energiebedarf zur Kompensation des geringen Abtriebs durch die Spontanaktivität überlagert wird.

Um einen Eindruck von dem energetischen Vorteil zu erhalten, der den Grundeln durch die Entwicklung einer Schwimmblase zuteil wurde, wollen wir im folgenden den Sauerstoffverbrauch von Grundeln und Sandgarnelen vergleichen. Eine 0.37 g schwere Sandgarnele hat ein Unterwassergewicht von ca. 0.02 g (5.4 % des Naßgewichts), ein lebendes inaktives Tier sinkt mit einer Geschwindigkeit von  $0.035 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$  (KILS 1981). Die Garnele muß daher mindestens eine Leistung von

$$2 \cdot 10^{-5} \text{ kg} \cdot 0.035 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1} = 7 \cdot 10^{-5} \text{ J}$$

aufbringen, um nicht an Höhe zu verlieren. Das ist 6mal mehr als der für die Schwimmgrundel berechnete physikalische Minimalwert. KILS (1981) fand, daß Garnelen, wie die hier untersuchten Grundeln, beim Schwimmen ihren  $\text{O}_2$ -Verbrauch etwa verdoppeln ( $W_w = 0.37 \text{ g}$ ,  $T = 20^\circ \text{C}$ ). Nach HAGERMAN (1970) verbrauchen ruhende Sandgarnelen mit einem Naßgewicht von 0.17 mg bei  $20^\circ \text{C}$  ca.  $13.4 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Setzt man für den Exponenten  $k$  der Beziehung zwischen Gewicht und Respiration 0.79 ein (van DONK & de WILDE 1981), so berechnet sich für eine Sandgarnele mit einem Naßgewicht von 0.37 g eine Respirationsrate von  $11.4 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Der zusätzliche Energieaufwand beim Schwimmen ist demnach für *C. crangon* fast dreimal größer als für *G. flavescens*. Bei einem derartigen



Vergleich darf nicht vergessen werden, daß sich Crustaceen und Fische nicht nur in ihrer spezifischen Dichte unterscheiden, sondern auch unterschiedliche Antriebsorgane benutzen, verschiedene Respirations- und Zirkulationssysteme besitzen und sich vermutlich auch in ihrer spontanen Schwimmaktivität unterscheiden.



Bei spontaner Schwimmaktivität war der Sauerstoffverbrauch von *Gobiusculus flavescens* und *Pomatoschistus minutus* doppelt so groß wie bei ruhenden Fischen. Beide Arten verbrauchen für das Schwimmen deutlich weniger Energie als spezifisch dichtere Crustaceen (ca. Faktor 3). Obwohl Schwimmgrundeln ein geringeres Unterwassergewicht als Sandgrundeln hatten, war zwischen den beiden Arten kein signifikanter Unterschied im Energiebedarf für spontane Schwimmaktivität nachweisbar. Der Unterschied im Unterwassergewicht ist relativ betrachtet zwar groß (ca. Faktor 2), absolut gesehen aber gering (1 % des Körpergewichts). Vermutlich sind bei Fischen mit funktionsfähiger Schwimmblase die energetischen Kosten zur Kompensation des Abtriebs gegenüber dem Energiebedarf für spontane Bewegungen und Automatismen zur Erhaltung der Raumlage von untergeordneter Bedeutung.

## 4.6 Der Stoffwechsel während des Fressens

Die Schwimmgrundel-Experimente haben gezeigt, daß bei Fütterung mit *Artemia*-Nauplien der  $O_2$ -Verbrauch auf bis zu ca.  $12 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  ansteigt. Verglichen mit schwimmenden, nicht fressenden Fischen, verbrauchten die Grundeln während der Fütterung mit *Artemia*-Nauplien maximal 45–64 % mehr Sauerstoff. Die durchschnittliche Konzentration<sup>19</sup> der Beutetiere betrug unmittelbar nach der Fütterung ca. 500 Artemien pro  $\text{dm}^3$ . Im natürlichen Lebensraum von *G. flavescens* fand KILS (1992) in Mikroschichtungen Copepoden der Gattung *Acartia* in Konzentrationen von über 850 Individuen pro  $\text{dm}^3$ . Berücksichtigt man, daß Angreifer den Energieaufwand für den Beutefang minimieren (VINYARD 1982, CROY & HUGHES 1991, KAISER *et al.* 1992, RADEMACHER 1993), kann davon ausgegangen werden, daß die Grundeln zum Fang von schnell flüchtenden Copepoden (ROSENTHAL 1972, STRICKLER 1977, HAURY 1980, KILS 1992) mehr Energie aufwenden als beim Fressen von *Artemia*-Nauplien. Bei Tauchgängen konnte beobachtet werden, wie Schwimmgrundeln beim Jagen nach Beutetieren eine S-förmige Körperstellung einnahmen und dann auf die Beute (vermutlich Copepoden) zuschnellten. In einer Energiebilanzierung des Nahrungserwerbs sollte deshalb neben der Quantität möglichst auch die Qualität der aufgenommenen Nahrung berücksichtigt werden. Benötigt werden deshalb weitere Experimente mit schnell fliehenden Zooplanktern, insbesondere mit Copepoden, den vermutlich wichtigsten Beutetieren der Schwimmgrundeln.

FONDS & VELDHUIS (1973) bestimmten an vier Grundelarten (*Pomatoschistus lozanoi*, *P. pictus*, *P. microps* und *P. minutus*) den Standard- und Aktivitätsstoffwechsel. Für die Differenz zwischen den beiden Extremen führte Fry (1947) den

<sup>19</sup>Da sich die Nauplien nicht gleichmäßig in der Kammer verteilen, kann die Konzentrationsangabe nur als Anhaltswert betrachtet werden.

Begriff „*respiratory scope for activity*“ ein. FONDS & VELDHUIS fanden für die genannten *Pomatoschistus*-Arten bei 15 °C einen *respiratory scope for activity*, der zwischen dem 1.4- und 3.4fachen des Standardstoffwechsels liegt. Nach PETERSEN & PETERSEN (1990) ist bei *P. minutus* der *scope for activity* 4 bis 5mal so groß wie der Standardmetabolismus. Für *G. flavescens* liegen keine direkten Messungen des Aktivitätsstoffwechsels vor. HANSON (1985) untersuchte jedoch die Respirationsrate von Schwimmgrundeln, die zuvor *ad libitum* mit *Calanus* gefüttert wurden und fand eine Respirationsrate von  $15.7 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (15 °C, 0.37 g). FONDS & VELDHUIS (1973) merken an, daß bei Gobiiden der  $\text{O}_2$ -Verbrauch bei Fütterung ein geeignetes Maß sein könnte, um die maximale Respirationsrate zu bestimmen<sup>20</sup>. Die Untersuchungen von SOOFIANI & HAWKINS (1982) und Soofiani & Priede (1985) bekräftigen diese Hypothese: Beim Dorsch übertrifft die Respirationsrate während der Verdauung sogar den  $\text{O}_2$ -Verbrauch beim kontinuierlichen Schwimmen. Die Differenz zwischen dem von HANSON an gefütterten Schwimmgrundeln ermittelten  $\text{O}_2$ -Verbrauch und dem in dieser Arbeit vorgestellten Standardmetabolismus kann folglich als Schätzwert für die respiratorische Spannweite dieser Art dienen. Sie beträgt das 2.9fache des Standardstoffwechsels und liegt somit im oberen Bereich der von FONDS & VELDHUIS angegebenen Werte für die eher demersalen *Pomatoschistus*-Arten.

Demnach hätten die Fische in den Fütterungsexperimenten den *scope for activity* nur zu ca. 2/3 ausgeschöpft. Zu Beginn der Versuche waren die Schwimmgrundeln allerdings im Hungerzustand und mußten somit keine zusätzliche Energie für die Verdauungsvorgänge (*apparent SDA*) aufbringen, außerdem sind Artemia-Nauplien leicht zu fangende Beutetiere. Wird ein Teil des *scope for activity* durch Verdauungsprozesse beansprucht und müssen Zooplankter mit höherem Fluchtpotential erbeutet werden, so könnten stoffwechselphysiologische Grenzen einen limitierenden Faktor bei der Ausnutzung von Nährtierkonzentrationen darstellen.

Zahlreiche Studien haben sich mit dem Verlauf des  $\text{O}_2$ -Verbrauchs im Anschluß an die Nahrungsaufnahme beschäftigt (z.B. EDWARDS *et al.* 1972, MUIR & NIIMI 1972, JOBLING & DAVIES 1980, SOOFIANI & HAWKINS 1982). Obwohl die Stoffwechselrate während der Nahrungsaufnahme nicht nur von ökologischem Interesse, sondern auch für die Aquakultur relevant ist, wurden bislang selten Respirationsmessungen bei fressenden Fischen durchgeführt. BEAMISH (1974) dressierte Versuchsfische (*Micropterus salmoides*), die mit einer Pinzette dargebotene Nahrung aufzunehmen; dann bot er die Pinzette ohne Futter an und registrierte anschließend die Respiration bei einer vorgegeben Strömungsgeschwindigkeit. VAHL & DAVENPORT (1979) beobachteten beim Schan (*Blennius pholis*) einen Anstieg der Respiration um 35–75 %, nachdem die Schleimfische vergeblich versuchten, Muschelfleisch zu fressen. BRETT & ZALA (1975) fanden bei *Sockeye*-Fingerlingen (*Oncorhynchus nerka*) beim Füttern von Pellets einen  $\text{O}_2$ -Verbrauch, der ca. dem 4fachen des Standardmetabolismus entsprach, aber nur etwa 1/3 über dem mittleren Stoffwechselniveau lag. Die Fütterungen wurden immer zur gleichen Tageszeit durchgeführt, und die Respirationsrate erreichte bereits vor dem Verabreichen der Nahrung fast das Maximum.

<sup>20</sup>Grundeln lassen sich nur schwer zu einem kontinuierlichen Schnellschwimmen veranlassen, denn bei großen Strömungsgeschwindigkeiten heften sie sich an die Kammerwände.

PUCKETT & DILL (1984) fanden, daß juvenile *Coho*-Lachse (*Oncorhynchus kisutch*) beim Angriff auf *Artemia* 5 bis 20 mal mehr Energie verbrauchen als durch Extrapolation aus der Geschwindigkeits-Respirations-Beziehung zu erwarten wäre. Es ist allerdings unklar, ob PUCKETT & DILL die Arbeit für die Beschleunigung bei ihrer Kalkulation berücksichtigt haben. Eine sehr aufschlußreiche Untersuchung führten DURBIN & DURBIN (1981) am Atlantischen Menhaden (*Brevoortia tyrannus*), einem sich filtrierend ernährenden Heringsverwandten, durch. Über einen weiten Bereich der angebotenen Futterkonzentrationen war der Stoffwechsel filtrierender Menhaden gegenüber ungefütterten Fischen um das ca. 5fache erhöht. Dieser, im Vergleich zur Schwimmgrundel, drastische Anstieg verdeutlicht, daß Filtrieren energetisch wesentlich aufwendiger als Partikelfressen ist. Filtrationsfressen kann folglich erst bei einer hohen Nahrungsdichte die investierte Energie kompensieren. In Laborversuchen konnte gezeigt werden, daß Heringe nur bei sehr hohen Beutetier-Konzentrationen oder in Dunkelheit vom Partikelfressen zum Filtrieren überwechseln (GIBSON & EZZI 1985 1990, BATTY *et al.* 1986, THETMEYER 1989).

DURBIN & DURBIN (1981) unterscheiden Räuber, die ihre Nahrung in wenigen großen Portionen aufnehmen, sogenannte „Makrophagen“, von „Mikrophagen“, die kontinuierlich kleine Nahrungspartikel fressen. Es ist leicht einzusehen, daß für das Energiebudget eines Makrophagen der mit der Nahrungsaufnahme verbundene Energieverbrauch von untergeordneter Bedeutung ist (zumindest wenn man die Nahrungssuche nicht berücksichtigt). Mit der Vergrößerung des Verhältnisses der eigenen Körpergröße zur Körpergröße der Beutetiere vollziehen viele Planktonfresser in ihrer Entwicklung einen Wechsel vom Makrophagen zum eher Mikrophagen. Während eine Schwimmgrundel mit einer Standardlänge von weniger als 6 mm mit einem oder zwei calanoiden Copepoden gesättigt ist, nimmt der Darmtrakt großer Schwimmgrundeln bis zu 38 *Calanus finmarchicus* oder mehrere hundert kleinere Beutetiere auf (HANSON 1985, COSTELLO *et al.* 1990). Allerdings verändert sich mit der Fischlänge auch das Beutespektrum, so daß große Schwimmgrundeln ihre Tagesration auch mit einer einzigen Mysidacee decken können. Diese Variabilität schränkt bioenergetische Modelle ein, die versuchen, den mit der Schwimmaktivität assoziierten Energieumsatz aus der Quantität der aufgenommenen Nahrung zu erschließen (KERR 1982, BOISCLAIR & LEGGET 1989).

In den Experimenten G2a und G3a hatte sich 5 h nach Fütterungsbeginn der  $O_2$ -Verbrauch der gefütterten Fische wieder dem Niveau der ungefütterten Tiere angeglichen (Abb. 20). In diesem Zeitraum verbrauchten die gefütterten Schwimmgrundeln im Mittel ca. 130  $\mu\text{mol}$  mehr Sauerstoff als vergleichbare ungefütterte Tiere. Wenn man ein oxykalisches Äquivalent von 448  $\text{kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$  zugrunde legt (Abschnitt 4.5, S. 68), entspricht die zusätzlich veratmete Sauerstoffmenge einem Energieverbrauch von 58 J. Der Energiegehalt frisch geschlüpfter *Artemia*-Nauplien (Great Salt Lake) beträgt 24.7 kJ pro Gramm Trockengewicht (SCHAUER *et al.* 1980). In den Experimenten wurden ca. 0.015 g verfüttert, was bei frisch geschlüpften Nauplien etwa 370 J entsprochen hätte<sup>21</sup>. Nach BRETT & GROVES (1979) werden ungefähr 20 % der aufgenommenen Energie als Faeces ausgeschieden und 7 % exkretiert; es bleiben

<sup>21</sup>Da die Nauplien 1–2 Tage alt waren (ohne Nahrungsaufnahme) und ein Teil (< 5 %) aus der Kammer gespült wurde, überschätzt der berechnete Wert den tatsächlichen Energiegehalt.

von der Mahlzeit also 270 J (ca. 13 J pro Fisch) metabolisierbare Energie übrig. Die Grundeln haben nach dieser Kalkulation innerhalb von 5 h ca. 22 % der metabolisierbaren Energie allein durch zusätzliche Aktivität und Verdauung wieder verbraucht. Es ist nicht auszuschließen, daß die Fütterung außerdem mit einer äußerlich nicht erkennbaren „Erregung“ verbunden ist, die ebenfalls zu einem Anstieg der Respirationsrate beitrug.

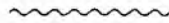
2–3 h nach der letzten Futterrations erreichte die Schwimmaktivität ihr Ausgangsniveau. Danach war der  $O_2$ -Konsum der gefütterten Fische nicht mehr von dem der Kontrollgruppe zu unterscheiden. Im weiteren Verlauf unterschritten die Respirations- und Aktivitätswerte die Messungen vor der Fütterung, was auf den Beginn der nächtlichen Ruhephase zurückzuführen ist. Insbesondere bei aquakultur-relevanten Arten wäre es interessant zu untersuchen, ob sich bei tagaktiven Arten der Zeitraum erhöhter Schwimmaktivität ausdehnt, wenn die Fische am Morgen gefüttert werden.

In den Fütterungsexperimenten wurde den Schwimmgrundeln für eine kurze Zeit eine hohe Nährtierkonzentration angeboten. Die Futterrations waren jedoch relativ klein (0.17 % bzw. 0.19 %  $W_d/W_w$ ). Es war nicht möglich, die mit der Assimilation der Nahrung verbundene *apparent SDA* vom aktivitätsbedingten Anstieg des  $O_2$ -Verbrauchs zu trennen. Folgende Punkte sprechen dafür, daß die erhöhte Stoffwechselrate der gefütterten Fische vornehmlich auf das Freßverhalten selbst zurückzuführen ist:

- *Gobiusculus flavescens* zeigte beim Fressen eine deutlich erhöhte lokomotorische Aktivität (häufiges Beschleunigen und Abstoppen mit vielen Richtungswechseln). Bei sinkender Futterkonzentration wird für das Fächeln zusätzliche Energie benötigt (siehe Abschnitt 4.4, Seite 66).
- Bei dem Fütterungsversuch G3a (Abb. 20, Seite 40) wurde unmittelbar nach Verabreichung der ersten Futterrations die maximale Respiration erreicht. Es ist nicht zu erwarten, daß bereits zu diesem frühen Zeitpunkt Verdauungsprozesse zu einem nennenswerten Anstieg der Atmung beitrugen.
- Im Versuch G1a (Abb. 7, Seite 28) wurden nur einmal ca. 1250 Nauplien verfüttert, was etwa 0.05 % des Fischgewichts entsprach ( $W_d/W_w$ ). Trotzdem stieg die Respiration auf das gleiche Niveau wie bei den späteren Fütterungsexperimenten, in denen deutlich größere Nahrungsrationen verabreicht wurden.
- Nach Beruhigung der gefütterten Fische (2–3 h nach der letzten Fütterung) lagen die Unterschiede zur Respiration der ungefütterten Kontrollgruppe im Bereich der Variabilität vor der Fütterung (Abb. 7). HANSON (1985) registrierte noch 19–24 Stunden nach Fütterung von *G. flavescens* mit *Calanus* (3 %  $W_d/W_d$ ) einen erhöhten  $O_2$ -Verbrauch.

Daraus darf nicht geschlossen werden, daß die *apparent SDA* vernachlässigbar ist. BRETT & GROVES (1979) geben als Anhaltswert für das *heat increment* 12–16 % der aufgenommenen Nahrungsenergie an. HANSON fand bei *G. flavescens* einen Wert

von 14 %. Der Energiebetrag für die Nahrungsassimilation liegt also in der gleichen Größenordnung wie der hier veranschlagte Wert für die mit der Freßaktivität gekoppelten Energie. Es ist anzunehmen, daß die Kurve, die den zeitlichen Verlauf des SDA-Effekts beschreibt, sehr flach verläuft und aufgrund der kleinen Futterrationen von der allgemeinen Variabilität des  $O_2$ -Verbrauchs kaum zu unterscheiden ist. Der für die ersten 5 Stunden nach Fütterungsbeginn veranschlagte Energieverlust von 22 % der Nahrungsration unterschätzt demnach den Gesamtbetrag der mit der Nahrungsaufnahme assoziierten energetischen Kosten.



Die Fütterungsexperimente haben gezeigt, daß die Nahrungsaufnahme mit einer bedeutenden Erhöhung der lokomotorischen Aktivität verbunden ist. Der für die Aktivitätssteigerung erforderliche Energiebetrag kann mehr als 1/5 des metabolisierbaren Energiegewinns ausmachen. Zur Berechnung des Nettogewinns der Konsumtion muß dieser Faktor neben den Verlusten für Faeces, Exkretion und *apparent SDA* berücksichtigt werden. Bei der Ausnutzung von Nahrungsflecken kann die stoffwechselphysiologische Leistungsfähigkeit, die im *respiratory scope for activity* zum Ausdruck kommt, den limitierenden Faktor darstellen. Weitere Untersuchungen sind notwendig, um festzustellen, welchen Einfluß das Fluchtpotential der Beutetiere auf das Energiebudget des Räubers hat.

## 4.7 Ausblick

Der Energiebedarf für die Bewegungsaktivität ist vermutlich das schwächste Glied in der Energiebilanz freilebender Fische (SOOFIANI & HAWKINS 1985). Für ein besseres Verständnis von Überlebensstrategien und Fortpflanzungserfolg ist die Erforschung dieser Komponente des Energiebudgets von grundlegender Bedeutung. Ein Ziel der vorliegenden Arbeit war, durch die gekoppelte Messung von spontaner Schwimmaktivität und Respiration eine realistischere Abschätzung des Energiestoffwechsels freilebender Schwimm- und Sandgrundeln zu ermöglichen. Die Laborexperimente haben gezeigt, daß sowohl das pelagische Leben als auch der Fang von leicht zu erbeutenden Nährtieren mit einem beträchtlichen Energiebedarf verbunden sind und deshalb im Energiebudget der Fische berücksichtigt werden müssen. Die Ergebnisse weisen aber auch darauf hin, daß der hohe Energiebedarf beim Schwimmen nur zu einem kleinen Teil durch die Arbeit für die Kompensation des Abtriebs zu erklären ist. Es muß deshalb kritisch geprüft werden, wie sich die Spontanaktivität von freilebenden und im Labor gehaltenen Fischen unterscheidet und wie sich diese Unterschiede auf den Stoffwechsel auswirken. Gut zu beobachtende Aktivitätsparameter sind die Flossenschlagfrequenz und die Häufigkeit von Angriffen auf Beutetiere. Die Kombination eines groben Parameters (schwimmen oder nicht schwimmen) für Langzeitbeobachtungen mit einem sensitiven Parameter für stichprobenhafte Messungen verspricht eine hinreichende Meßgenauigkeit bei einem realisierbaren Aufwand an Arbeitszeit und Ausrüstung. Erste UW-Videoaufzeichnungen von freilebenden Schwimmgrundeln wurden zu diesem Zweck bereits angefertigt.

Um die im Labor gewonnenen Daten auf die Natur übertragen zu können, wird ein Zeitbudget freilebender Fische benötigt: Wie lange halten sich die Grundeln täglich in der Wassersäule auf und wieviel Zeit verbringen sie mit der Nahrungsaufnahme? Welchen Einfluß haben verschiedene Umweltparameter auf das Zeitbudget und die Spontanaktivität? Da *Gobiusculus flavescens* und *Pomatoschistus minutus* in großer Anzahl im Flachwasser vorkommen und wenig scheu sind, eignen sich diese Arten in besonderer Weise für Freilanduntersuchungen, denn mit Hilfe der SCUBA- und Video-Technik können direkte Verhaltensbeobachtungen im natürlichen Lebensraum durchgeführt werden. Spezielle Lebensabschnitte und die damit assoziierten Verhaltensweisen (z.B. planktische Juvenilphase, Brutpflege der ♂♂), bedürfen einer gesonderten Untersuchung. Weitere Experimente sind erforderlich, um den Einfluß der verschiedenen biotischen und abiotischen Faktoren auf das Verhalten und den Energiestoffwechsel zu studieren. Unter den biotischen Faktoren könnte der Quantität und Qualität (Fluchtpotential!) der verfügbaren Nährtiere eine herausragende Rolle zukommen.

Bei Fischarten, an denen direkte *in-situ*-Beobachtungen nicht oder nur mit großem Aufwand möglich sind, können telemetrische Methoden eingesetzt werden (z.B. YOUNG *et al.* 1972, WARDLE & KANWISHER 1974, PRIEDE & YOUNG 1977, OSWALD 1978, WEATHERLEY *et al.* 1982, PRIEDE 1983, ROGERS & WEATHERLEY 1983, ROGERS *et al.* 1984, TESCH *et al.* 1991, KASELOO *et al.* 1992). Sender können nicht nur Positionsveränderungen anzeigen, sondern auch indirekte Aktivitätsparameter wie Herzschlag (EKG), Ventilationsrate oder Elektromyogramme (EMG) übertragen. Durch die zunehmende Miniaturisierung elektronischer Bauteile bietet diese Methodik gute Perspektiven. Heute ist es bereits möglich, Fischen mit einem Gewicht von nur wenigen hundert Gramm einen Sender zu implantieren. Aber nicht nur für kleinere Fische bilden direkte Beobachtungen eine kaum zu ersetzende Informationsquelle.

## 5 Zusammenfassung

An zwei Grundelarten wurde der Energiebedarf für spontane Schwimmaktivität in einem *intermittent-flow*-Respirometer untersucht. Dazu wurden an Fischgruppen der Anteil der schwimmenden Individuen und der Sauerstoffverbrauch zeitgleich ermittelt. Durch die Verknüpfung der Respirationsrate mit einem einfachen, auch *in situ* quantifizierbaren Aktivitätskriterium („schwimmen“ oder „nicht schwimmen“) wurde der Versuch unternommen, eine Grundlage für die Abschätzung des Energiebedarfs freilebender Individuen zu schaffen.

Bei beiden Arten wurde ein tagesperiodischer Rhythmus der Schwimm- und Stoffwechselaktivität beobachtet. Die Schwimmgrundeln (*Gobiusculus flavescens*) waren tagaktiv, mit einem Aktivitätsmaximum während des simulierten Sonnenaufgangs. Im Gegensatz dazu zeigten die Sandgrundeln (*Pomatoschistus minutus*) die größte Schwimmaktivität und die höchste Respirationsrate während der Nacht. Eine lineare Regression zwischen dem Anteil der schwimmenden Fische und dem Sauerstoffverbrauch erklärte *ca.* die Hälfte der beobachteten metabolischen Variabilität. Die Achsenabschnitte der Regressionsgeraden wurden als Schätzwerte für den Standardmetabolismus verwendet; durch die Geradensteigungen wurde der Energiebedarf schwimmender Grundeln geschätzt.

Für den Standardmetabolismus einer 0.37 g schweren Schwimmgrundel wurde bei 15 °C ein O<sub>2</sub>-Verbrauch von 4.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  ermittelt. Bezogen auf das gleiche Gewicht verbrauchten am Boden liegende Sandgrundeln 0.5  $\mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  mehr Sauerstoff. Möglicherweise sind für diesen Unterschied artspezifisch verschiedene Reaktionen auf die Versuchsbedingungen verantwortlich. Im Gegensatz zu den Schwimmgrundeln verhielten sich die Sandgrundeln unter dem begrenzten Raumangebot der Respirationskammern aggressiv und zeigten eine unerwartet hohe lokomotorische Aktivität.

Beide Grundelarten benutzten für den Antrieb hauptsächlich die Pectoralflossen (*labriiformes* Schwimmen). Ein typisches Verhaltensmuster der Gobiiden ist das *hop and sink*: ein langsames Absinken mit ausgebreiteten Brustflossen und dessen Kompensation durch synchrones Schlagen mit den *Pectoralia*. Obwohl Sandgrundeln bei gleichem Naßgewicht im Wasser etwa doppelt so schwer waren wie Schwimmgrundeln, konnte zwischen den Spezies kein signifikanter Unterschied im Energiebedarf für spontane Schwimmaktivität nachgewiesen werden. Beim Schwimmen verbrauchten beide Grundelarten *ca.* 2mal soviel O<sub>2</sub> wie in Ruhe. Die Anwendung hydrodynamischer Modelle auf die Energetik des Schwimmens ergab für die Kompensation des Abtriebs bei *G. flavescens* und *P. minutus* maximal einen Energiebedarf von 6 bzw. 13 % des empirisch ermittelten Werts.

Es wird angenommen, daß bei Fischen, die keine nennenswerte horizontale Distanzen zurücklegen, der überwiegende Teil der beim Schwimmen verbrauchten Energie für spontane Bewegungen (Drehungen, Beschleunigungen) und Automatismen zur Aufrechterhaltung der Raumlage aufgewendet wird. Im Gegensatz zu den spezifisch dichteren Crustaceen ist bei Teleostei mit gut ausgebildeter Schwimmblase der Energiebedarf zur Kompensation des Abtriebs vermutlich von untergeordneter

Bedeutung. Dafür sprechen folgende Punkte: (1) die große Variabilität der Respirationsrate bei einem gegebenen Anteil schwimmender Fische, (2) die ähnliche Respirationsrate der beiden Grundelarten trotz deutlich verschiedenem Unterwassergewicht und (3) die große Diskrepanz zwischen den niedrigen Werten, die für die Kompensation des Abtriebs auf physikalischer Basis (Abtrieb, Sinkgeschwindigkeit) berechnet wurden und den empirisch ermittelten Respirationsdaten.

Da bei planktivoren Fischen wie *G. flavescens* die Schwimmaktivität mit der Nahrungsaufnahme verbunden ist, wurden bei der Schwimmgrundel Respirationsmessungen während des Fressens durchgeführt. Dazu wurden die Grundeln in der Respirationskammer mehrmals hintereinander mit *Artemia*-Nauplien gefüttert (500 Nauplien pro  $\text{dm}^3$  bei Fütterungsbeginn). Beim Fressen stieg der  $\text{O}_2$ -Verbrauch auf ca. das 3fache des Standardstoffwechsels. Innerhalb von 2 bis 3 Stunden nach der letzten Fütterung näherte sich die Respirationsrate dann wieder dem Niveau der Kontrollgruppe an. In einem 5stündigen Intervall, beginnend mit der ersten Fütterung, verbrauchten die Versuchsfische ca. 22 % der metabolisierbaren Nahrungsenergie für die erhöhte Schwimmaktivität und die Verdauung (*apparent SDA*). Es wird angenommen, daß der erhöhte Energiebedarf der gefütterten Fische zu einem wesentlichen Teil auf die erhöhte Schwimmaktivität zurückzuführen ist.

Die beiden Grundelarten wurden hinsichtlich ihrer morphologischen Anpassungen an das pelagische Leben untersucht. Durch eine physiologische Körperzusammensetzung mit geringerer Dichte und ein größeres Schwimmblasenvolumen hatte *G. flavescens* bei gleichem Naßgewicht weniger Abtrieb als *P. minutus*. Das mittlere Verhältnis zwischen Unterwasser- und Naßgewicht betrug bei *G. flavescens* 0.8 % und bei *P. minutus* 1.8 %. Die Fläche der Pectoralflossen nahm sowohl bei Schwimm- als auch bei Sandgrundeln etwa quadratisch mit der Körperlänge zu (isometrisch). Zwischen den Arten wurde kein Unterschied in der Größe der Pectoralflossen festgestellt. Die Fläche der Caudalflosse nahm bei *G. flavescens* stärker mit der Körperlänge zu als bei *P. minutus*. Schwimmgrundeln mit einer Totallänge von 45 mm hatten um ca. 11  $\text{mm}^2$  (19 %) größere Schwanzflossen als gleichlange Sandgrundeln. Es wird vorgeschlagen, daß die größere Schwanzflosse der Schwimmgrundel eine Anpassung an ein Beutetierspektrum mit höherem Fluchtpotential darstellen könnte.



## Summary

The energy requirements of two gobiid species during spontaneous swimming activity were studied with an intermittent-flow respirometer. The fraction of swimming individuals in a group of fish and their oxygen consumption were determined simultaneously. The correlation between respiration rate and a simple activity parameter ("to swim" or "not to swim"), which can also be measured *in situ*, provides a base for estimating the energy demand of free-living gobies.

Both species showed a diel rhythm in their swimming activity and in their metabolic rate. Two-spotted gobies (*Gobiusculus flavescens*) were most active during daytime, with a peak at dawn. In contrast, for sand gobies (*Pomatoschistus minutus*) the maximum swimming activity and the highest respiration rate were found during the night. A linear regression between the fraction of swimming fish and the oxygen consumption described about half of the metabolic variance. The intercepts of the regression lines were used to estimate standard metabolism, the slopes were used to estimate the energy demand of swimming fish.

For the standard metabolism of a two-spotted goby with a wet weight of 0.37 g an  $O_2$ -consumption of  $4 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  was found at 15 °C. For the same weight, the metabolism of resting sand gobies was  $0.5 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  higher. Different reactions to the experimental conditions are a probable cause for this difference. In contrast to *G. flavescens*, the sand gobies were aggressive when kept in the limited space of the respiration chambers and their swimming activity was surprisingly high.

Both species use mainly their pectoral fins for propulsion (*labriform* swimming). Gobies typically swim in a "hop and sink"-manner: a slow sinking with spread *pectoralia*, followed by a synchronous stroke of both pectoral fins. The underwater weight of sand gobies was twice as high as that of two-spotted gobies of equal size. Nevertheless, no significant difference in the energy demand for swimming could be found between the species. In both species, swimming fish consumed twice as much oxygen as those resting on the ground. The theoretical energy demand to compensate sinking was discussed by applying different hydrodynamic models. The calculated power which *G. flavescens* and *P. minutus* must expend to prevent from sinking did not exceed 6 % and 13 %, respectively, of the empirically determined value for spontaneous swimming activity.

It is suggested that for fish which do not cover large distances, the increase of the energy demand during swimming is mainly due to spontaneous movements (turnings, accelerations) and automatisms for stabilizing their position in space. In contrast to crustaceans, which have a high specific density, the energy demand to compensate sinking is probably of secondary importance in teleost fishes with a good developed swimbladder. This hypothesis is supported by the following results: (1) the high variability of the respiration rate for a given ratio of swimming fish, (2) the similar respiration rate of the two gobiid species in spite of a distinct difference in underwater weight and (3) the high discrepancy between the low values which have been calculated from physical parameters (underwater weight, sinking speed) and the empirically determined respiration data.

In planktivorous fish, swimming is coupled with food uptake. Therefore, the respiration rate of two-spotted gobies was measured during several consecutive feedings. The gobies were fed with *Artemia* nauplii (500 nauplii per  $\text{dm}^3$  at the beginning of each feeding). During feeding, the respiration rate increased to about three times standard metabolism. Two to three hours after the last feeding, the respiration rate approached the level of an unfed control group. In an interval of 5 hours, starting with the first feeding, the fish consumed about 22 % of the metabolizable energy of the ration due to increased swimming activity and apparent SDA. It is assumed that the increased energy demand of the fed fish is mainly due to the increased swimming activity.

The morphology of both gobiid species was studied with respect to adaptations to the pelagic way of life. For a given wet weight (in air), *G. flavescens* had a lower underwater weight than *P. minutus*. The mean ratio between the weight in water and in air was 0.8 % for *G. flavescens* and 1.8 % for *P. minutus*. The lower underwater weight of *G. flavescens* is due to body tissues with a lower specific density and to a more voluminous swimbladder. In both species, the area of the pectoral fins increased nearly proportional to the square of the body length (isometric), and there was no significant difference in the area of the pectoral fins between the two species. The rate of increase of the caudal fin was higher in *G. flavescens* than in *P. minutus*. Two-spotted gobies with a total length of 45 mm had a caudal fin which was  $11 \text{ mm}^2$  (19 %) larger than the caudal fin of a comparable sand goby. The bigger caudal fin of two-spotted gobies could be an adaptation to a prey spectrum with a higher escape potential.

## 6 Addendum

### 6.1 Plausibilität der Beziehungen zwischen Aktivität und Respiration

Die vorwiegend tagaktive *Gobiusculus flavescens* zeigte zwischen 5<sup>30</sup> und 18<sup>30</sup> Uhr eine Schwimmaktivität von durchschnittlich 51.6 % (Abb. 10 auf Seite 32 und Tab. 14 auf Seite 36). Bei der eher nachtaktiven *Pomatoschistus minutus* lag die spontane Schwimmaktivität zwischen 20<sup>30</sup> und 3<sup>30</sup> Uhr im Mittel bei 56.9 % (Abb. 12, S. 34 und Tab. 16, S. 36). Zu den entsprechenden Tagesabschnitten betrug die mittlere, jeweils auf 0.37 g bezogene Respirationsrate bei *G. flavescens*  $5.86 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (Abb. 11, Tab. 15) und bei *P. minutus*  $7.46 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (Abb. 13, Tab. 17). Setzt man die jeweils für die aktive Phase gewonnenen mittleren Aktivitätswerte in die angegebenen Beziehungen zwischen Schwimmaktivität und Respirationsrate ein (Abb. 18 und 19, S. 37), so berechnet sich für *G. flavescens* ein  $\text{O}_2$ -Verbrauch von  $6.06 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Dieser Wert liegt um  $0.20 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (3.4 %) über dem gemessenen Tagesmittel. Für *P. minutus* ergibt sich ein  $\text{O}_2$ -Verbrauch von  $6.95 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ , der  $0.51 \mu\text{mol} \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (6.8 %) unter dem Nachtmittel liegt. Für die Phasen, in denen die beiden Grundelarten jeweils eine verminderte Schwimmaktivität zeigten (Nacht bei der Schwimmgrundel und Tag bei der Sandgrundel), differieren die aus den mittleren Aktivitäten berechneten Respirationswerte gegenüber den gemessenen lediglich um  $+0.16$  bzw. um  $-0.17 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{g}_w^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (ca.  $\pm 3$  %). Die Abweichung der gemessenen von den aus der mittleren Aktivität und der Aktivitäts-Respirations-Beziehungen abgeleiteten Werten hat Zweifel an der Plausibilität der Ergebnisse hervorgerufen. Um zu entscheiden, ob diese Zweifel gerechtfertigt sind, muß das Datenmaterial, auf dem die verschiedenen Ergebnisse beruhen, detaillierter betrachtet werden.

Die Schwimmaktivität der Fische wurde nicht kontinuierlich über die gesamte Versuchsdauer verfolgt, sondern in der Regel nur in stündlichem Abstand für 3 min bestimmt (S. 14), d.h. der Stichprobenzeitraum entspricht etwa 5 % der gesamten Versuchsdauer. Außerdem wurde das Verhalten der Fische nur in jeweils einer Meßkammer aufgezeichnet. Von den zeitgleichen Parallelexperimenten liegen lediglich Respirationmessungen vor. Zur Beschreibung der Tagesrhythmik wurden in den Abbildungen 10–13 alle für den jeweiligen Zweck geeignete Daten verwendet. Für die Darstellungen des mittleren Tagesverlaufs der Respiration standen mehr Experimente und eine fast kontinuierliche Datenerfassung zur Verfügung. Die mittleren Tagesgänge der Respiration beruhen deshalb auf einer wesentlich breiteren Datenbasis als die mittleren Tagesgänge der Aktivität. Da bei den verschiedenen Versuchen deutliche Unterschiede in der Aktivität der Fische zu beobachten waren (Abb. 6 und 8) und wir nichts über die Aktivität der Grundeln in den unbeobachteten Experimenten (G1b, G2b, G3b, P2b, P3b) wissen, sind die zur Darstellung der Tagesgänge berechneten Stundenmittel von Aktivität und Respiration nur grob miteinander vergleichbar. Die Abbildungen 10–13 können lediglich die Ähnlichkeit der Aktivität und Respiration im Tagesverlauf aufzeigen.

Bei Betrachtung von Abb. 9 ist z.B. leicht zu erkennen, daß der  $O_2$ -Verbrauch der Sandgrundeln in den unbeobachteten Experimenten P2b und P3b (ungefüllte Kreise) zeitweise deutlich über den Parallelen mit Videobeobachtungen lag. Es ist anzunehmen, daß diese Unterschiede im  $O_2$ -Verbrauch auf Unterschiede in der Aktivität zurückzuführen sind. Ein Vergleich der gemittelten Aktivitätswerte von *P. minutus* — in denen die Experimente P2b und P3b nicht berücksichtigt sind — mit den gemittelten Respirationswerten (inklusive der Daten aus P2b und P3b) führt folglich zu einer Überschätzung der energetischen Kosten für die spontane Schwimmaktivität. Das Beispiel zeigt, daß die Stundenmittel der Tagesgänge von Schwimm- und Stoffwechselaktivität, die auch innerhalb eines Experiments auf sehr unterschiedlichen Stichproben basieren, nicht dazu geeignet sind, den Energieverbrauch beim Schwimmen abzuschätzen. In der vorliegenden Arbeit wurden die Aktivitätsdaten deshalb nur mit zeitlich eng korrespondierenden Respirationswerten verglichen (Abb. 18 und 19). Diese Respirationswerte wurden aus der Abnahmerate der  $O_2$ -Sättigung über ein möglichst kurzes (10 min) Intervall ermittelt (S. 20).

## 6.2 Vergleichbarkeit der Versuchsbedingungen

Der entscheidende Vorteil von Laborversuchen ist die Möglichkeit, die Versuchsbedingungen zu kontrollieren. Im Idealfall wird man nur den Parameter variieren, dessen Einfluß studiert werden soll. Bei biologischen Experimenten, in denen verschiedene Spezies miteinander verglichen werden sollen, ist der Experimentator jedoch oft gezwungen, mehrere Größen gleichzeitig zu verändern, denn die Versuchsbedingungen müssen an die Bedürfnisse der Arten angepaßt werden. Verschiedene Tierarten unterscheiden sich unter anderem in ihrer Physiologie und in ihrem Verhalten. Möchte man z.B. die Schwimmgeschwindigkeiten von Süß- und Salzwasserfischen miteinander vergleichen, ist es vernünftig, die Messungen bei adäquaten Salzgehalten durchzuführen. Verhaltensphysiologische Bedürfnisse sollten, soweit es die methodischen Erfordernisse erlauben, in gleicher Weise berücksichtigt werden. In der vorliegenden Arbeit wurde auf die Aggressivität der Sandgrundeln mit einer Verkleinerung der Gruppengröße und dem Angebot von Versteckmöglichkeiten reagiert. Die schwarmbildenden Schwimmgrundeln unterscheiden sich in ihrem sozialen Verhalten deutlich von den Sandgrundeln. Eine Reduzierung der Besatzdichte in den Schwimmgrundel-Experimenten auf das Niveau bei den Sandgrundeln hätte somit keinen entscheidenden Vorteil für die Vergleichbarkeit der Versuche ergeben. Im Gegenteil, durch die Variation der Gruppengröße wurde ein annähernd konstantes Gesamtgewicht (Tab. 5, S. 19), eine ähnliche Gesamtrespiration und damit ein besser zu vergleichender Meßfehler erreicht (der Meßfehler wird maßgeblich durch das Verhältnis zwischen der Atmung der Fische und dem Kammerblindwert bestimmt).

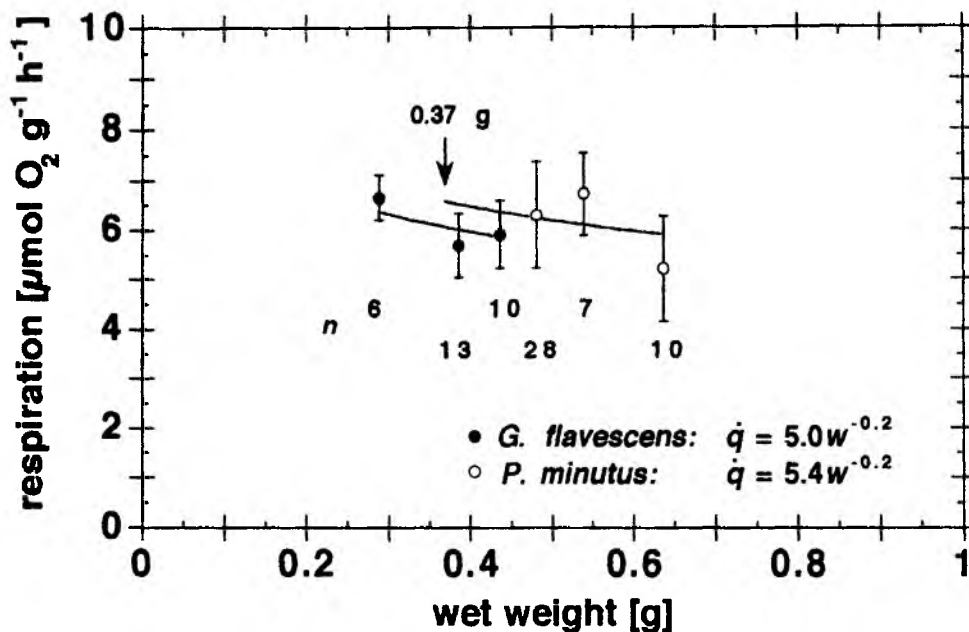
### 6.3 Normierung der Respirationsdaten

Beim Vergleich verschiedener Arten, die sich in ihrer Größe unterscheiden, ist es häufig schwer zu beurteilen, ob etwaige Unterschiede wirklich in der Physiologie der Arten begründet sind oder ob sie alleine durch die differierenden Körpergewichte erklärt werden können. Andererseits können physiologische Unterschiede zwischen den Arten durch einen gegenläufigen Gewichtseffekt maskiert werden.

Während des Versuchszeitraums waren die verfügbaren Sandgrundeln schwerer als die Schwimmgrundeln. Durch eine gezielte Auswahl von großen Schwimm- und kleinen Sandgrundeln wurde versucht, die Gewichtsunterschiede abzumildern, eine Gleichheit der Gewichte wurde jedoch nicht erreicht. Zwischen Energiebedarf und Gewicht findet man bei Tieren selten einen linearen Zusammenhang. Bei Fischen ist der  $O_2$ -Verbrauch meist proportional zu  $W^{0.8}$  (Winberg 1956). In wenigen Fällen wurden auch Tierarten gefunden, die eine lineare Gewichtsabhängigkeit der  $O_2$ -Aufnahme zeigen. So fand KILS (1981) bei *Euphausia superba*, einem pelagischen Krebs der Antarktis mit außerordentlich hoher Stoffwechselaktivität, einen Gewichtsexponenten von  $k = 1$ . Bei Grundeln fanden FONDS & VELDHUIS (1973) jedoch  $k$ -Werte, die in dem für Fische zu erwartenden Bereich liegen. Die Respirationsraten der hier untersuchten Grundelarten dürfen deshalb nicht unmittelbar miteinander verglichen werden. Ein Vergleich ist nur sinnvoll, wenn die Respirationswerte unter Berücksichtigung von  $k$  auf ein bestimmtes Gewicht normiert werden (S. 18). Der Einfluß der Normierung auf die Beziehung zwischen Schwimmaktivität und Respiration ist in Tab. 9 dargestellt. Die Steigungen der Regressionsgeraden, die zur Abschätzung des Energiebedarfs für spontane Schwimmaktivität verwendet wurden, erweisen sich als robust gegenüber einer Vernachlässigung der Gewichtsabhängigkeit. Weder aus den normierten noch auch aus den unkorrigierten Daten kann ein signifikanter Unterschied im Energieverbrauch für spontane Schwimmaktivität abgeleitet werden. Die Achsenabschnitte können als Schätzwerte für den Standardstoffwechsel aufgefaßt werden. Unter der Annahme, daß die Kosten für die Schwimmaktivität bei beiden Grundelarten gleich sind, läßt sich anhand der normierten Daten ein signifikanter Unterschied im Standardstoffwechsel nachweisen. Es wurde bereits diskutiert, daß es sich bei dem Unterschied um ein Labor-Artefakt handeln könnte, denn inferiore Sandgrundeln haben in der begrenzten Meßkammer keine hinreichende Möglichkeit, dominanten Artgenossen auszuweichen. Ohne die

**Tab. 9:** Einfluß der Normierung der Respirationsdaten auf die Parameter der Beziehung zwischen Schwimmaktivität (prozentualer Anteil der schwimmenden Fische) und Respirationsrate (in  $\mu\text{mol } O_2 \cdot g_w^{-1} \cdot h^{-1}$ ) von *Gobiusculus flavescens* und *Pomatoschistus minutus*.

	Achsenabschnitt	Steigung	$r^2$
<i>G. flavescens</i> , Rohdaten	3.8	0.042	0.56
<i>P. minutus</i> , Rohdaten	4.1	0.042	0.42
<i>G. flavescens</i> , 0.37 g	4.0	0.040	0.54
<i>P. minutus</i> , 0.37 g	4.5	0.043	0.41



**Abb. 29:** Respirationsrate  $\dot{q}$  von *Gobiusculus flavescens* und *Pomatoschistus minutus* in Abhängigkeit vom Naßgewicht. Die Datenpunkte geben die mittleren Respirationsraten von Fischgruppen mit unterschiedlichen Durchschnittsgewichten wieder. Der Anteil der schwimmenden Fische betrug 45–55 %. Die Anzahl der Beobachtungen  $n$  ist jeweils numerisch, die Standardabweichung des Mittelwerts graphisch dargestellt. Der Exponent  $-0.2$  (entspricht  $k = 0.8$ ) wurde vorgegeben und der Proportionalitätsfaktor iterativ ermittelt. Das Gewicht, auf das die Respirationswerte in der vorliegenden Arbeit normiert wurden, ist durch einen Pfeil gekennzeichnet.

Gewichtsabhängigkeit zu berücksichtigen, wäre der Unterschied verborgen geblieben. Sollte sich herausstellen, daß der von FONDS & VELDHUIS (1973) angegebene  $k$ -Wert falsch ist und der Energiestoffwechsel von *P. minutus* dem Antarktischen Krill stärker ähnelt als dem anderer Fische, so wäre der Unterschied im Standardstoffwechsel nicht haltbar.

Da die Glaubwürdigkeit der verwendeten Exponenten in Frage gestellt wurde, soll untersucht werden, ob das Datenmaterial dieser Arbeit mit einem Gewichts-exponenten von  $k = 0.8$  zu vereinbaren ist. In diesem Zusammenhang sind nur Respirationswerte vergleichbar, die bei ähnlicher Schwimmaktivität gemessen wurden. Fischgruppen, für die keine Verhaltensbeobachtungen vorliegen, werden deshalb im Folgenden nicht berücksichtigt. Im Bereich von 45–55 % Schwimmaktivität sind für alle Versuchsgruppen, deren Schwimmaktivität untersucht wurde, Meßwerte vorhanden. In Abb. 29 ist die mittlere spezifische Respirationsrate (unkorrigiert) bei 45–55 % Schwimmaktivität gegen das mittlere Gewicht der Fische aufgetragen. In Anbetracht der hohen Variabilität des  $O_2$ -Verbrauchs und den im Verhältnis dazu geringen Gewichtsunterschieden ist eine hinreichend genaue Bestimmung der Gewichts-Respirations-Beziehung nicht möglich. Die zur Probe aus den logarithmierten Einzeldaten berechneten  $k$ -Werte (0.87 für *G. flavescens* und 0.57 für *P. mi-*

*nutus*) unterscheiden sich nicht signifikant von 0.8 (zweiseitiger  $t$ -Test mit  $P > 0.2$ ). Um den Einfluß der Normierung auf ein Gewicht von 0.37 g zu veranschaulichen, wurde in Abb. A1 ein Exponent von  $-0.2$  vorgegeben (entspricht  $k = 0.8$ , denn  $\dot{Q}/W = A \cdot W^{k-1}$ ) und iterativ ein Kurvenverlauf angepaßt. Die Kurven sind von keinem Mittelwert des  $O_2$ -Verbrauchs weiter entfernt als dessen einfache Standardabweichung. Bei der Versuchsgruppe mit dem höchsten Durchschnittsgewicht wurde die Respirationsrate durch die Normierung um *ca.* 11 % angehoben. Innerhalb der Schwimmgrundel-Experimente weichen die normierten Werte um maximal 4 % von den Rohdaten ab.

Die vorgenommene Normierung der Respirationsdaten ist ein in der Physiologie übliches Verfahren. Sie basiert auf plausiblen Literaturwerten und steht nicht im Widerspruch zu den Ergebnissen dieser Untersuchung. Auf die Kernaussage dieser Arbeit — den  $O_2$ -Verbrauch bei spontaner Schwimmaktivität — hat die Normierung ohnehin keinen entscheidenden Einfluß.

## 7 Literatur

- AARNIO, K.; BONSDORFF, E.; 1993: Seasonal variation in abundance and diet of the sand goby *Pomatoschistus minutus* (Pallas) in a northern Baltic archipelago. *Ophelia* 37, 19–30.
- AARNIO, K.; SANDBERG, E.; BONSDORFF, E.; 1991: Benthic predation on shallow-water macro- and meiofauna in the Baltic Sea: an experimental comparison between *Pomatoschistus minutus* (Pisces) and *Saduria entomon* (Crustacea). *Ann. Zool. Fennici* 28, 41–48.
- ADRIAENS, D.; DECLEYRE, D.; VERRAES, W.; 1993: Morphology of the pectoral girdle in *Pomatoschistus lozanoi* De Buen, 1923 (Gobiidae), in relation to pectoral fin adduction. *Belg. J. Zool.* 123, 135–157.
- ALEXANDER, R.; 1959a: The physical properties of the swimbladder in intact Cypriniformes. *J. Exp. Biol.* 36, 315–332.
- ALEXANDER, R.; 1959b: The Density of Cyprinidae. *J. Exp. Biol.* 36, 333–340.
- ALEXANDER, R.; 1959c: The physical properties of the swim bladder of fish other than Cypriniformes. *J. Exp. Biol.* 36, 347–355.
- ALEXANDER, R. McN.; 1990: Size, speed and buoyancy adaptations in aquatic animals. *Amer. Zool.* 30, 189–196.
- ANTHOLZ, B.; MEYER-ANTHOLZ, W.; ZANDER, C. D.; 1991: Feeding activities of two euryhaline small-sized fish in a western Baltic brackish fjord. *Helgol. Meeresunters.* 45, 287–300.
- ANTONIOU, E.; 1989: Der Einfluß der Gruppengröße auf den Stoffwechsel und das Verhalten von Fischen. Diplomarbeit, math. -naturwiss. Fak. Kiel, 69 p.
- ASANG-SOERGER, R.; 1992: Untersuchungen zum zeitlichen optischen Auflösungsvermögen von Fischen im Pelagial. Diplomarbeit, math. -naturwiss. Fak. Kiel, 40 p.
- ATKINSON, R. J. A.; BAILEY, H.; NAYLOR, E.; 1974: Some laboratory methods for recording and displaying temporal patterns of locomotor activity in marine animals. *Mar. Behav. Physiol.* 3, 59–70.
- BAINBRIDGE, R.; 1952: Underwater observations on the swimming of marine zooplankton. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 31, 107–112.
- BASU, S. P.; 1959: Active Respiration of fish in relation to ambient concentrations of oxygen and carbon dioxide. *J. Fish. Res. Board Can.* 16, 175–212.
- BATTY, R. S.; BLAXTER, J. H. S.; LIBBY, D. A.; 1986: Herring (*Clupea harengus*) filter-feeding in the dark. *Mar. Biol.* 91, 371–375.
- BEAMISH, F. W. H.; 1964a: Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. II. Influence of weight and temperature on respiration of several species. *Can. J. Zool.* 42, 177–188.



- BEAMISH, F. W. H.; 1964b: Seasonal changes in the standard rate of oxygen consumption of fishes. *Can. J. Zool.* 42, 189-194.
- BEAMISH, F. W. H.; 1964c: Influence of starvation on standard and routine oxygen consumption. *Trans. Am. Fish. Soc.* 93, 103-107.
- BEAMISH, F. W. H.; 1970: Oxygen consumption of largemouth bass, *Micropterus salmoides*, in relation to swimming speed and temperature. *Can. J. Zool.* 48, 1221-1228.
- BEAMISH, F. W. H.; 1974: Apparent specific dynamic action of largemouth bass, *Micropterus salmoides*. *J. Fish. Res. Board Can.* 31: 1763-1769.
- BEAMISH, F. W. H.; MOOKHERJII, P. S.; 1964: Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. I. Influence of weight and temperature on respiration of goldfish, *Carassius auratus* L. *Can. J. Zool.* 42, 161-175.
- BERG, J.; 1979: Discussion of methods of investigating the food of fishes, with reference to a preliminary study of the prey of *Gobiomus flavescens* (Gobiidae). *Mar. Biol.* 50, 263-273.
- BERGE, J. A.; HESTHAGEN, I. H.; 1981: Effects of epibenthic macropredators on community structure in an eutrophicated shallow water area, with special reference to food consumption by the common goby *Pomatoschistus microps*. *Kiel. Meeresforsch. Sonderh.* 5, 462-470.
- BERGE, J. A.; JOHANNESSEN, K. I.; REIERSEN, L.-O.; 1983: Effects of the water soluble fraction of North Sea crude oil on the swimming activity of the sand goby, *Pomatoschistus minutus* (Pallas). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 68, 159-167.
- BLAKE, B. F.; 1983: A comparative study of the diet of auks killed during an oil incident in the Skagerrak in January 1981. *J. Zool., Lond.* 201, 1-12.
- BLAKE, R. W.; 1979a: The energetics of hovering in the mandarin fish (*Synchropus picturatus*). *J. Exp. Biol.* 82, 25-33.
- BLAKE, R. W.; 1979b: The swimming of the mandarin fish *Synchropus picturatus* (Callionyiidae: Teleostei). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 59, 421-428.
- BLAKE, R. W.; 1979c: The mechanics of labriform locomotion I. Labriform locomotion in the angelfish (*Pterophyllum eimekei*): an analysis of the power stroke. *J. Exp. Biol.* 82, 255-271.
- BLAKE, R. W.; 1980: The mechanics of labriform locomotion II. An analysis of the recovery stroke and the overall fin-beat cycle propulsive efficiency in the angelfish. *J. Exp. Biol.* 85, 337-342.
- BLAKE, R. W.; 1981: Mechanics of drag-based mechanisms of propulsion in aquatic vertebrates. *Symp. zool. Soc. Lond.* 48, 29-52.
- BLAKE, R. W.; 1982: Fish locomotion. Cambridge University Press, Cambridge.
- BLAXTER, J. H. S.; JONES, M. P.; 1967: The development of the retina and retinomotor responses in the herring. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 47, 677-697.

- BLICKHAN, R. (address): Fachbereich 13.4, Universität des Saarlandes, Bau 6, D-66123 Saarbrücken.
- BODDEKE, R.; 1963: Size and feeding of different types of fishes. *Nature* 197, 714-715.
- BOISCLAIR, D.; LEGGET, W. C.; 1989: The importance of activity in bioenergetics models applied to actively foraging fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46, 1859-1867.
- BOISCLAIR, D.; TANG, M.; 1993: Empirical analysis of the influence of swimming pattern on the net energetic cost of swimming fishes. *J. Fish Biol.* 42, 169-183.
- BOPP, P.; 1957: Verhaltensstudien an Meergrundeln (Gobiidae) in Gefangenschaft. *Physiol. Comp. et Oecol. (Den Haag)* 4, 247-269.
- BRACKEN, J.; KENNEDY, M.; 1967: Notes on some Irish estuarine and inshore fishes. *Ir. Fish. Invest. (ser. B)* 3, 28 p.
- BRAMWELL, A. R. S.; 1976: Helicopter dynamics. Edward Arnold, London.
- BREGBALLE, F.; 1961: Plaice and flounder as consumers of the microscopic bottom fauna. *Meddr. Danm. Fisk.-og Havunders.* 3, 133-182.
- BRETT, J. R.; 1964: The respiratory metabolism and swimming performance of young Sockeye Salmon. *J. Fish. Res. Board Can.* 21, 1183-1226.
- BRETT, J. R.; 1965: The relation of size to rate of oxygen consumption and sustained swimming speed of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J. Fish. Res. Board Can.* 22, 1491-1501.
- BRETT, J. R.; 1970: Fish — the energy cost of living. In: McNEIL, W. J. (ed.) *Marine aquaculture*. Oregon State Univ. Press, Corvallis, Oregon, 37-52.
- BRETT, J. R.; 1972: The metabolic demand for oxygen in fish, particularly salmonids, and a comparison with other vertebrates. *Respir. Physiol.* 14, 151-170.
- BRETT, J. R.; GROVES, T. D. D.; 1979: Physiological energetics. In: HOAR, W. S.; RANDALL, D. J.; BRETT, J. R. (eds.) *Fish physiology*, Vol. VIII. Academic Press, London, 279-352.
- BRETT, J. R.; SUTHERLAND, D. B.; 1965: Respiratory metabolism of pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) in relation to swimming speed. *J. Fish. Res. Board Can.* 22, 405-409.
- BRETT, J. R.; ZALA, C. A.; 1975: Daily pattern of nitrogen excretion and oxygen consumption of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) under controlled conditions. *J. Fish. Res. Board Can.* 32, 2479-2486.
- CHILDRESS, J. J.; NYGAARD, M. H.; 1973: The chemical composition of midwater fishes as a function of depth of occurrence off southern California. *Deep Sea Res.* 20, 1093-1109.
- CLARIDGE, P. N.; HARDISTY, M. W.; POTTER, I. C.; WILLIAMS, C. V.; 1985: Abundance, life history and ligulosis in the gobies (Teleostei) of the inner Severn estuary. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 65, 951-968.

- CLARKE, A.; DOHERTY, N.; DEVRIES, A. L.; EASTMAN, J. T.; 1984: Lipid content and composition of three species of Antarctic fish in relation to buoyancy. *Polar Biol.* 3, 77-83.
- COLLINS, S. P.; 1981: Littoral and benthic investigations on the west coast of Ireland — XIII. The biology of *Gobiusculus flavescens* (Fabricius) on the Connemara Coast. *Proc. R. Ir. Acad. Sect. B* 81, 63-87.
- COLT, J.; 1984: Computation of dissolved gas concentrations in water as function of temperature, salinity, and pressure. *Am. Fish. Soc. Spec. Publ.* 14, 155 p.
- CONGLETON, J. L.; 1974: The respiratory response to asphyxia of *Typhlogobius californiensis* (Teleostei: Gobiidae) and some related gobies. *Biol. Bull.* 146, 186-205.
- COSTELLO, M. J.; EDWARDS, J.; POTTS, G. W.; 1990: The diet of the two-spot goby, *Gobiusculus flavescens* (Pisces). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 70, 329-342.
- COUGHLIN, D. J.; STRICKLER, J. R.; SANDERSON, B.; 1992: Swimming and search behaviour in clownfish, *Amphiprion perideraion*, larvae. *Anim. Behav.* 44, 427-440.
- CRAWFORD, R. J. M.; CRUICKSHANK, R. A.; SHELTON, P. A.; KRUGER, I.; 1985: Partitioning of a goby resource amongst four avian predators and evidence for altered trophic flow in the pelagic community of an intense, perennial upwelling system. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 3, 215-228.
- CROY, M. I.; HUGHES, R. N.; 1991: The role of learning and memory in the feeding behaviour of the fifteen-spined stickleback (*Spinachia spinachia*). *Anim. Behav.* 41, 161-170.
- CULIK, B.; WILSON, R. P.; 1991: Energetics of under-water swimming in Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Comp. Physiol. B* 161, 285-291.
- DALLA VIA, G. J.; 1983: Bacterial growth and antibiotics in animal respirometry. In: GNAIGER, E.; FORSTNER, H. (eds.) *Polarographic Oxygen Sensors*. Springer, Berlin, 202-218.
- DANIEL, T. L.; 1984: Unsteady aspects of aquatic locomotion. *Amer. Zool.* 24, 121-134.
- DAVIS, W. P.; BIRDSONG, R. S.; 1973: Coral reef fishes which forage in the water column. A review of their morphology, behavior, ecology and evolutionary implications. *Helgol. wiss. Meeresunters.* 24, 292-306.
- DENTON, E. J.; MARSHALL, N. B.; 1958: The buoyancy of bathypelagic fishes without a gas-filled swimbladder. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 37, 753-767.
- DONK, E. van; WILDE, P. A. W. J. de; 1981: Oxygen consumption and motile activity of the brown shrimp *Crangon crangon* related to temperature and body size. *Neth. J. Sea Res.* 15, 54-64.
- DORRIEN, C. F. von; 1993: Zur Ökologie und Respiration einiger arktischer Bodenfische. Dissertation, math.-naturwiss. Fak. Kiel.

- DUNCKER, G.; 1928: Teleostei Physoclisti. 9. Gobiiformes. In: Tierwelt der Nord- und Ostsee 12g. Grimpe und Wagler, Leipzig, 121-148.
- DUNCKER, G.; 1960: Die Fische der Nordmark. XLI. Gobiidae. Bearbeitet von LADIGES, W. De Gruyter, Hamburg, 266-274.
- DUNTLEY, S. Q.; 1963: Light in the sea. Opt. Soc. Am. J. 53, 214-233.
- DURBIN, A. G.; DURBIN, E. G.; VERITY, P. G.; SMAYDA, T. J.; 1981: Voluntary swimming speeds and respiration rates of a filter-feeding planktivore, the atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus* (Pisces: Clupeidae). Fish. Bull. 78, 877-886.
- DUTHIE, G. G.; 1982: The respiratory metabolism of temperature-adapted flatfish at rest and during swimming activity and the use of anaerobic metabolism at moderate swimming speeds. J. Exp. Biol. 97, 359-373.
- EASTMAN, J. T.; 1985: The evolution of neutrally buoyant notothenioid fishes: Their specializations and potential interactions in the Antarctic marine food web. In: SIEGFRIED, W. R.; CONDY P. R.; LAWS R. M. (eds.) Antarctic nutrient cycles and food webs (Proceedings of the 4th SCAR symposium on Antarctic biology). Springer, Berlin, 430-436.
- EASTMAN, J. T.; DEVRIES, A. L.; 1982: Buoyancy studies of notothenioid fishes in McMurdo Sound, Antarctica. Copeia 1982, 385-393.
- EDLUND, A.-M.; MAGNHAGEN, C.; 1981: Food segregation and consumption suppression in two coexisting fishes, *Pomatoschistus minutus* and *P. microps*: an experimental demonstration of competition. Oikos 36, 23-27.
- EDWARDS, R. R. C.; FINLAYSON, D. M.; STEELE, H. J.; 1972: An experimental study of the oxygen consumption, growth, and metabolism of the cod (*Gadus morhua* L.). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 8, 299-309.
- ENGEL, D. W.; ANGELOVIC, J. W.; 1968: The influence of salinity and temperature upon the respiration of brine shrimp nauplii. Comp. Biochem. Physiol. 26, 749-752.
- ERIKSSON, L.-O.; 1978: Nocturnalism versus diurnalism — dualism within fish individuals. In: THORPE, J. E. (ed.) Rhythmic activity of fishes. Academic press, London, 69-89.
- ESCOBAR, R. A.; MINAHAN, R. P.; SHAW, R. J.; 1936: Motility factors in mass physiology: locomotor activity of fishes under conditions of isolation, homotypic grouping, and heterotypic grouping. Physiol. Zool. 9, 66-78.
- EVANS, S.; TALLMARK, B.; 1984: Seasonal dynamics of small vagile predators on a marine shallow soft bottom. Holarct. Ecol. 7, 138-148.
- FARMER, G. J.; BEAMISH, F. W. H.; 1969: Oxygen consumption of *Tilapia nilotica* in relation to swimming speed and salinity. J. Fish. Res. Board Can. 26. 2807-2821.
- FELDMETH, C. R.; JENKINS, T. M. jr.; 1973: An estimate of energy expenditure by rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in a small mountain stream. J. Fish. Res. Board Can. 30, 1755-1759.

- FIEDLER, K.; 1991: Fische. In: STARCK, D. (ed.) Lehrbuch der speziellen Zoologie / beg. von A. KAESTNER. Band II: Wirbeltiere. Teil 2. Fischer, Jena, 498 p.
- FISCHER, P.; KILS, U.; WALLER, U.; 1990: *In-situ* Investigations on the behaviour and respiration of the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) and the eelpout (*Zoarces viviparus* L.). Int. Coun. Explor. Sea, C. M. 1990/F:23.
- FISCHER, P.; RADEMACHER, K.; KILS, U.; 1992: *In-situ* investigations on the respiration and behavior of eelpout *Zoarces viviparus* L. under short term hypoxia. Mar. Ecol. Prog. Ser. 88, 181–184.
- FONDS, M.; 1970: Remarks on the rearing of gobies (*Pomatoschistus minutus* and *P. lozanoi*) for experimental purposes. Helgol. wiss. Meeresunters. 20, 620–628.
- FONDS, M.; 1973: Sand gobies in the Dutch Wadden Sea (*Pomatoschistus*, Gobiidae, Pisces). Neth. J. Sea Res. 6, 417–478.
- FONDS, M.; VELDHUIS, C.; 1973: The oxygen consumption of four *Pomatoschistus* species (Pisces, Gobiidae) in relation to water temperature. Neth. J. Sea Res. 7, 376–386.
- FORSTNER, H.; 1983: An automated multiple-chamber intermittent-flow respirometer. In: GNAIGER, E.; FORSTNER, H. (eds.) Polarographic oxygen sensors. Springer, Berlin, 111–126.
- FORSTNER, H.; GNAIGER, E.; 1983: Calculation of equilibrium oxygen concentration. In: GNAIGER, E.; FORSTNER, H. (eds.) Polarographic oxygen sensors. Springer, Berlin, 321–333.
- FORSTNER, H.; WIESER, W.; 1990: Patterns of routine swimming and metabolic rate in juvenile cyprinids at three temperatures: analysis with a respirometry-activity-monitoring system. J. Comp. Physiol. B 160, 71–76.
- FRICKE, R.; 1987: Deutsche Meeresfische. Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung, 219 p.
- FRIEDRICH, C.; 1992: Zum Lipidgehalt hochantarktischer Fische. Diplomarbeit, Zool. Inst. Univ. Hohenheim, 95 p.
- FRITH, H. R.; BLAKE, R. W.; 1991: Mechanics of the startle response in the northern pike, *Esox lucius*. Can. J. Zool. 69, 2831–2839.
- FRY, F. E. J.; 1947: Effects of the environment on animal activity. Publ. Ontario Fish. Res. Lab. 68, 1–62.
- FRY, F. E. J.; 1957: The aquatic respiration of fish. In: Brown, M. E. (ed.) The physiology of fishes. Vol. 1. Academic Press, New York, 1–63.
- GERRITSEN, J.; STRICKLER, J. R.; 1977: Encounter probabilities and community structure in zooplankton: A mathematical model. J. Fish. Res. Board Can. 34, 73–83.
- GIBSON, R. N.; 1969: The biology and behaviour of littoral fish. Oceanogr. Mar. Biol. 7, 367–410.

- GIBSON, R. N.; EZZI, I. A.; 1985: Effect of particle concentration on filter- and particulate-feeding in the herring *Clupea harengus*. Mar. Biol. 88, 109–116.
- GIBSON, R. N.; EZZI, I. A.; 1990: Relative importance of prey size and concentration in determining the feeding behaviour of herring *Clupea harengus*. Mar. Biol. 107, 357–362.
- GIBSON, R. N.; HESTHAGEN, I. H.; 1981: A comparison of the activity patterns of the sand goby *Pomatoschistus minutus* (Pallas) from areas of different tidal range. J. Fish Biol. 18, 669–684.
- GNAIGER, E.; 1983: Calculation of energetic and biochemical equivalents of respiratory oxygen consumption. In: GNAIGER, E.; FORSTNER, H. (eds.) Polarographic Oxygen Sensors. Springer, Berlin 337–345.
- GORDON, J. C. D.; 1983: Some notes on small kelp forest fish collected from *Saccorhiza polyschides* bulbs on the Isle of Cumbrae Scotland. Ophelia 22, 173–183.
- GRASSHOFF, K.; 1976: Methods of seawater analysis. Verlag Chemie, New York, Weinheim, 305 p.
- GRAY, J.; 1933: Studies in animal locomotion. I. The movement of fish with special reference to the eel. J. Exp. Biol. 10, 88–104.
- GRAY, J.; 1936: Studies in animal locomotion. IV. The propulsive powers of the dolphin. J. Exp. Biol. 13, 192–199.
- GROOT, C.; WILEY, W. L.; 1965: Time-lapse photography of an ASDIC echo-sounder PPI-scope as a technique for recording fish movements during migration. J. Fish. Res. Board. Can. 22, 1025–1034.
- GUI TEL, F.; 1892: Observations sur les mœurs de *Gobius minutus*. Arch. Zool. Expér. Gén. 10, ser. 2, 499–555.
- GUI TEL, F.; 1895: Observations sur les mœurs du *Gobius ruthensparri*. Arch. Zool. Expér. Gén. 10, ser. 3, 263–288.
- HAGERMAN, L.; 1970: The oxygen consumption of *Crangon vulgaris* (Fabricius) (Crustacea, Natantia) in relation to salinity. Ophelia 7, 283–292.
- HAINSWORTH, F. R.; WOLF, L. L.; 1972: Power of hovering flight in relation to body size in hummingbirds. Am. Nat. 106, 589–596.
- HAMERLYNCK, O.; CATTRIJSSE, A.; ARELLANO, R.V.; 1993: Daily ration of juvenile *Pomatoschistus lozanoi* De Buen (Pisces: Gobiidae). ICES J. Mar. Sci. 50, 471–480.
- HAMERLYNCK, O.; GEETS, A.; DAMME, P. van; 1989: The parasites of two sympatric gobies *Pomatoschistus minutus* and *P. lozanoi* in the Belgian coastal waters. Verhandelingen van het symposium "Invertebraten van België". 27–30.
- HANSON, S.; 1985: Bidrag til energibudsjett for tangkutling, *Gobiusculus flavescens* (Fabr.), i Lindåspollene. Hovedfagsoppgave, Institutt for marinbiologi, Universitetet i Bergen, 75 p.

- HASS, G.; 1936: Variabilitätsstudien an *Gobius niger* L., *Gobius minutus* Pallas und *Cottus scorpius* L. Kieler Meeresforsch. 1, 279–321.
- HAURY, L.; WEIHS, D.; 1976: Energetically efficient swimming behavior of negatively buoyant zooplankton. Limnol. Oceanogr. 21, 797–803.
- HAURY, L. R.; KENYON, D. E.; BROOKS, J. R.; 1980: Experimental evaluation of the avoidance reaction of *Calanus finmarchicus*. J. Plankton Res. 2, 187–202.
- HEALEY, M. C.; 1971: The distribution and abundance of sand gobies, *Gobius minutus*, in the Ythan estuary. J. Zool. 163, 177–229.
- HEALEY, M. C.; 1972: Bioenergetics of a sand goby (*Gobius minutus*) population. J. Fish. Res. Board Can. 29, 187–194.
- HEINCKE, F.; 1880: Die Gobiidae und Syngnathidae der Ostsee nebst biologischen Bemerkungen. Arch. Naturgesch. 46, 301–354.
- HELFMAN, G. S.; 1978: Patterns of community structure in fishes: summary and overview. Env. Biol. Fish. 3, 129–148.
- HELFMAN, G. S.; 1993: Fish behaviour by day, night and twilight. In: PITCHER, T. J. (ed.) Behaviour of teleost fishes. 2nd edition. Chapman & Hall, London, 479–512.
- HEMPEL, G.; 1956: Studien zur Tagesperiodik der Aktivität von Fischen. II. Die Nahrungsaufnahme der Scholle. Kurze Mitt. Inst. f. Fischereibiologie. Univ. Hamburg 6, 22–37.
- HERALD, E. S.; 1961: Knaurs Tierreich in Farben. Fische. Droemer Knaur, München, 359 p.
- HERTLING, H.; 1953: Einführung in die Meeresbiologie. Duncker & Humblot, Berlin, 215 p.
- HESTHAGEN, I. H.; 1971: The winter food of the gobies from one of the deeper channels of the Belt Sea, with particular reference to the sand goby, *Pomatoschistus minutus* (Pallas). Meeresforsch. 27, 28–35.
- HESTHAGEN, I. H.; 1973: Diurnal and seasonal variations in the near-bottom fauna — the hyperbenthos — in one of the deeper channels of the Kieler Bucht (Western Baltic). Kiel. Meeresforsch. 29, 116–140.
- HESTHAGEN, I. H.; 1976: Locomotor activity of the black goby, *Gobius niger* L. (Pisces, Gobiidae), under artificial light conditions, including a false dawn and dusk. Sarsia 62, 9–18.
- HESTHAGEN, I. H.; 1977: Migrations, breeding, and growth in *Pomatoschistus minutus* (Pallas) (Pisces, Gobiidae) in Oslofjorden, Norway. Sarsia 63, 17–26.
- HESTHAGEN, I. H.; 1979: Temperature selection and avoidance in the sand goby, *Pomatoschistus minutus* (Pallas), collected at different seasons. Env. Biol. Fish. 4, 369–377.
- HESTHAGEN, I. H.; 1980: Locomotor activity in the painted goby, *Pomatoschistus pictus* (Malm) (Pisces), in relation to light intensity. Sarsia 65, 13–18.

- HESTHAGEN, I. H.; KOEFOED, J. H.; 1979: A note on the existence of a well-developed swimbladder in the bottom-living goby *Pomatoschistus minutus*. J. Fish Biol. 14, 225-228.
- HITCHMAN, M. L.; 1983: Calibration and accuracy of polarographic oxygen sensors. In: GNAIGER, E.; FORSTNER, H. (eds.) Polarographic Oxygen Sensors. Springer, Berlin, 18-30.
- ITAZAWA, Y.; MATSUMOTO, T.; KANDA, T.; 1978: Group effects on physiological and ecological phenomena in fish — I. Group effect on the oxygen consumption of the rainbow trout and the medaka. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. 44. 965-969 (engl. abstract).
- IUPAC; 1970: Manual of symbols and terminology for physicochemical quantities and units. Butterworths, London, 44 p.
- IVLEV, V. S.; 1960: On the utilization of food by planktophage fishes. Bull. Math. Biophysics 22, 371-389.
- JAQUET, N.; RAFFAELLI, D.; 1989: The ecological importance of the sand goby *Pomatoschistus minutus* (Pallas). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 128, 147-156.
- JANSSEN, J.; 1981: Searching for zooplankton just outside Snell's window. Limnol. Oceanogr. 26. 1168-1171.
- JANSSON, B.-O.; ANEER, G.; NELLBRING, S.; 1985: Spatial and temporal distribution of the demersal fish fauna in a Baltic archipelago as estimated by SCUBA census. Mar. Ecol. Prog. Ser. 23, 31-43.
- JOB, S. V.; 1955: The oxygen consumption of *Salvelinus fontinalis*. Publ. Ontario Fisheries Res. Lab. 73.
- JOBLING, M.; DAVIES, P. S.; 1980: Effects of feeding on metabolic rate, and the specific dynamic action in plaice, *Pleuronectes platessa* L. J. Fish Biol. 16, 629-638.
- JOHNSON, W. E.; GROOT, C.; 1963: Observations on the migration of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) through a large, complex lake system. J. Fish. Res. Board. Can. 20, 919-938.
- JONES, F. R. H.; 1951: the swimbladder and the vertical movements of teleostean fishes. I. Physical factors. J. Exp. Biol. 28, 553-566.
- JONES, F. R. H.; MARSHALL, N. B.; 1953: The structure and functions of the teleostean swimbladder. Biol. Rev. 28, 16-83.
- KAISER, M. J.; GIBSON, R. N.; HUGHES, R. N.; 1992: The effect of prey type on the predatory behaviour of the fifteen-spined stickleback, *Spinachia spinachia* (L.). Anim. Behav. 43, 147-156.
- KANDA, T.; ITAZAWA, Y.; 1981: Group effect on oxygen consumption and growth of the catfish eel. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. 47, 341-345 (engl. abstract).
- KANDA, T.; ITAZAWA, Y.; 1986: The role of distance between individual fish in relation to the negative group effect on oxygen consumption in a goby, *Tridentiger obscurus*. Sci. Bull. Fac. Agric., Kyushu Univ. 40, 191-196 (engl. abstract).



- KAUFMANN, R.; 1990: Respiratory cost of swimming in larval and juvenile cyprinids. *J. Exp. Biol.* 150, 343–366.
- KAUFMANN, R.; WIESER, W.; 1992: Influence of temperature and ambient oxygen on the swimming energetics of cyprinid larvae and juveniles. *Env. Biol. Fish.* 33, 87–95.
- KAUSCH, H.; 1972: Stoffwechsel und Ernährung der Fische. In: LENKEIT, W.; BREIREM, K.; CRASEMANN, E. (eds.) *Handbuch der Tierernährung. II. Band. Leistungen und Ernährung.* Parey, Hamburg, 690–738.
- KASELOO, P. A.; WEATHERLEY, A. H.; LOTIMER, J.; FARINA, M. D.; 1992: A biotelemetry system recording fish activity. *J. Fish Biol.* 40, 165–179.
- KERR, S. R.; 1971: A simulation model of lake trout growth. *J. Fish. Res. Board Can.* 28, 815–819.
- KERR, S. R.; 1982: Estimating the energy budgets of actively predatory fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39, 371–379.
- KILS, U.; 1981: The swimming behavior, swimming performance and energy balance of Antarctic krill, *Euphausia superba*. *BIOMASS Sci. Ser.* 3: 122 p.
- KILS, U.; 1986: Verhaltensphysiologische Untersuchungen an Schwärmen, Schwarmbildung als Strategie zur Orientierung in Umwelt-Gradienten, Bedeutung der Schwarmbildung in der Aquakultur. Habilitationsschrift, math.-naturwiss. Fak. Kiel, 168 p.
- KILS, U.; WALLER, U.; FISCHER, P.; 1989: The fish-kill of the autumn 1988 in Kiel Bay. *Int. Coun. Explor. Sea, C.M.1989/L:14.*
- KILS, U.; 1992: The ecoscope and dynimage: microscale tools for *in situ* studies of predator-prey interactions. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 36, 83–96.
- KILS, U. (address): Institut für Meereskunde, Fischereibiologie, Düsternbrooker Weg 20, D-24105 Kiel.
- KINZER, J.; 1960: Zur Ethologie und Biologie der Gobiiden, unter besonderer Berücksichtigung der Schwarzgrundel *Gobius jozo* L. *Zool. Beitr.* 6, 207–290.
- KITAJIMA, C.; TSUKASHIMA, Y.; TANAKA, M.; 1985: The voluminal changes of swim bladder of larval red sea bream *Pagrus major*. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* 51, 759–764.
- KITCHELL, J. F.; STEWARD, D. J.; WEININGER, D.; 1977: Applications of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *J. Fish. Res. Board Can.* 34, 1922–1935.
- KLEIBER, M.; 1961: The fire of life. An introduction to animal energetics. John Wiley & Sons, New York, 454 p.
- KRAMER, D. L.; 1987: Dissolved oxygen and fish behavior. *Env. Biol. Fish.* 18, 81–92.
- LICK, R. R.; 1991: Untersuchungen zu Lebenszyklus (Krebse – Fische – marine Säuger) und Gefrierresistenz anisakider Nematoden in Nord- und Ostsee. *Ber. Inst. Meereskd. Christian-Albrechts-Univ. Kiel* 218.

- LIE, U.; 1961: On the growth and food of 0-group coalfish, *Pollachius virens* (L.), in Norwegian waters. Sarsia 3, 2-36.
- LIGHTHILL, M. J.; 1970: Aquatic animal propulsion of high hydromechanical efficiency. J. Fluid Mech. 44, 265-301.
- LOCHHEAD, J. R.; 1942: Control of swimming position by mechanical factors and proprioception. Q. Rev. Biol. 17, 12-30.
- LOHMEYER, U.; HEMPEL, G.; 1977: Winter food of the baltic herring (*Clupea harengus* L.). Int. Counc. Explor. Sea C.M. 1977/P:7, 13 p.
- LOWNDES, A. G.; 1941: The displacement method of weighing living aquatic organisms. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 25, 555-574.
- LUCAS, M. C.; PRIEDE, I. G.; 1992: Utilization of metabolic scope in relation to feeding and activity by individual and grouped zebrafish, *Brachydanio rerio* (Hamilton-Buchanan). J. Fish Biol. 41, 175-190.
- LYTHGOE, J. N.; 1979: The ecology of vision. Clarendon Press, Oxford, 244 p.
- MAGNAN, A.; 1929: Les caractéristique géométriques et physiques des poissons. Ann. Sci. Nat. Zool. (ser. 10) 12.
- MAGNHAGEN, C.; 1986: Activity differences influencing food selection in the marine fish *Pomatoschistus microps*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43, 223-227.
- MAGNHAGEN, C.; 1988: Changes in foraging as a response to predation risk in two gobiid fish species, *Pomatoschistus minutus* and *Gobius niger*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 49, 21-26.
- MAGNHAGEN, C.; WIEDERHOLM, A.-M.; 1982a: Habitat and food preference of *Pomatoschistus minutus* and *P. microps* (Gobiidae) when alone and together: An experimental study. Oikos 39, 152-156.
- MAGNHAGEN, C.; WIEDERHOLM, A.-M.; 1982b: Food selectivity versus prey availability: A study using the marine fish *Pomatoschistus microps*. Oecologia 55, 311-315.
- MARSHALL, N. B.; 1966: The life of fishes. Universe Books, New York.
- McFARLAND, W. N.; LOEW, E. R.; 1983: Wave produced changes in underwater light and their relations to vision. Env. Biol. Fish. 8, 173-184.
- McGRATH, D.; 1974: Preliminary studies on the feeding of *Gobius niger* (L.) and *Gobius flavescens* (Fabricius) (Pisces, Gobiidae) in the northern Baltic Proper. Contrib. Askö Lab. 4, 1-25.
- MILLER, P. J.; 1991: Gobies. In: LYTHGOE, J. & LYTHGOE, G. (eds.) Fishes of the sea. Blandford, London, 154-178.
- MÖLLER, H.; ANDERS, K.; 1986: Diseases and parasites of marine fishes. Möller, Kiel, 365 p.

- MORAWSKI, M. S.; 1978: Winter feeding of the sand goby (*Pomatoschistus minutus* Pallas) in relation to the depth in Gdansk Bay. Kiel. Meeresforsch. Sonderh. 4, 122-127.
- MUIR, B. S.; NIIMI, A. J.; 1972: Oxygen consumption of the euryhaline fish aholehole (*Kuhlia sandvicensis*) with reference to salinity, swimming and food consumption. J. Fish. Res. Board Can. 29, 67-77.
- MUNZ, F. W.; MCFARLAND, W. N.; 1973: The significance of spectral position in the rhodopsin of tropical marine fishes. Vision Res. 13, 1829-1874.
- MUUS, B. J.; 1967: The fauna of Danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of dominant species in the shallow reaches of the mesohaline zone. Meddr. Danm. Fisk.-og Havunders. 5, 1-316.
- MUUS, B. J.; DAHLSTRÖM, P.; 1978: Meeresfische. BLV, München, 244 p.
- NEIGHBORS, M. A.; NAFAKTITIS, B. G.; 1982: Lipid compositions, water contents, swimbladder morphologies and buoyancies of nineteen species of midwater fishes (18 myctophids and 1 neoscopelid). Mar. Biol. 66, 207-215.
- NELLBRING, S.; 1985: Abundance, biomass, and seasonal variation of fish on shallow soft bottoms in the Askö area, Northern Baltic Proper. Sarsia 70, 217-225.
- NIKOLSKY, G. V.; 1963: The ecology of fishes. Academic Press, London, 352 p.
- NILSSON, G. E.; ROSÉN, P.; JOHANSSON, D.; 1993: Anoxic depression of spontaneous locomotor activity in crucian carp quantified by computerized imaging technique. J. Exp. Biol. 180, 153-162.
- NORBERG, R. A.; 1977: An ecological theory on foraging time and energetics and choice of optimal food-searching method. J. Anim. Ecol. 46, 511-529.
- NORBERG, U. M.; 1970: Hovering flight of *Plecotus auritus* Linnaeus. Bijdr. Dierkd. 40, 62-66.
- NORBERG, U. M.; 1976: Aerodynamics of hovering flight in the long-eared bat *Plecotus auritus*. J. Exp. Biol. 65, 459-470.
- NYMAN, K. J.; 1953: Observation on the behavior of *Gobius microps*. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 69, 1-11.
- O'BRIEN, W. J.; EVANS, I. E.; HOWICK, G. L.; 1986: A new view of the predation cycle of a planktivorous fish, white crappie (*Pomoxis annularis*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43, 1894-1899.
- OEHME, H.; BANNASCH, R.; 1989: Energetics of locomotion in penguins. In: WIESER, W.; GNAIGER, E. (eds.) Energy transformations in cells and organisms. Thieme, Stuttgart.
- OERTZEN, J.-A. von; 1982: A comparative study of the respiratory responses of *Pomatoschistus microps* (Krøyer) and *Palaemon adspersus* (Rathke) to declining oxygen tension. Ophelia 21, 65-73.

- OERTZEN, J.-A. von; 1983: Seasonal respiration changes in *Pomatoschistus microps* and *Palaemon adspersus*: an experimental simulation. Mar. Biol. 74, 95–99.
- OLSEN, T.; 1975: Antall, vekst, fekunditet og ernæring hos tangkutling, *Gobiusculus flavescens* Fabr., i Lindåspollene. Hovedfagsoppgave, Institutt for marinbiologi, Universitetet i Bergen, 124 p.
- OSWALD, R. L.; 1978: The use of telemetry to study light synchronization within feeding and gill ventilation rates in *Salmo trutta*. J. Fish Biol. 13, 729–739.
- PALZER, H.; MEISSNER, K.; 1992: Circadiane und saisonale Aktivitätsperiodik in der Ontogenese des Silberkarpfen (*Hypophthalmichthys molitrix* Cuvier und Valenciennes, 1844). Verh. Dtsch. Zool. Ges. 85.1. Kurzpublikationen, 117.
- PETERSEN, J. K.; PETERSEN, G. I.; 1990: Tolerance, behaviour and oxygen consumption in the sand goby, *Pomatoschistus minutus* (Pallas), exposed to hypoxia. J. Fish Biol. 37, 921–933.
- PLATTNER, W.-A.; 1941: Etudes sur la fonction hydrostatique de la vessie natatoire des poissons. Rev. suisse Zool. 48, 201–338.
- POTTS, G. W.; MCGUIGAN, K. M.; 1986: Preliminary survey of the distribution of postlarval fish associated with inshore reefs and with special reference to *Gobiusculus flavescens* (Fabricius). Prog. Underwater Sci. 11, 15–25.
- PRIEDE, I. G.; 1983: Heart rate telemetry from fish in the natural environment. Comp. Biochem. Physiol. 76A, 515–524.
- PRIEDE, I. G.; YOUNG, A. H.; 1977: The ultrasonic telemetry of cardiac rhythms of wild brown trout (*Salmo trutta* L.) as an indicator of bio-energetics and behaviour. J. Fish Biol. 10, 299–318.
- PUCKETT, K. J.; DILL, L. M.; 1984: Cost of sustained and burst swimming to juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41, 1546–1551.
- PÜTZ, K.; BUCHHOLZ, F.; 1991: Comparative ultrastructure of the cuticle of some pelagic, nekto-benthic and benthic malacostracan crustaceans. Mar. Biol. 110, 49–58.
- QUETIN, L. B.; MICKEL, T. J.; 1983: Sealed respirometers for small invertebrates. In: GNAIGER, E.; FORSTNER, H. (eds.) Polarographic Oxygen Sensors. Springer, Berlin, 184–189.
- RADEMACHER, K.; 1993: Angriffs- und Fluchtverhalten pelagischer Fische (*Spinachia spinachia*) und ihrer Beute (*Neomysis integer*). Diplomarbeit, math.-naturwiss. Fak. Kiel, 52 p.
- RÄKE, P. M.; 1990: Experimente zum Einfluß der Gruppengröße auf den Stoffwechsel und das Verhalten des Seesaiblings (*Salvelinus alpinus*). Diplomarbeit, math.-naturwiss. Fak. Kiel.
- RAO, G. M. M.; 1968: Oxygen consumption of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in relation to activity and salinity. Can. J. Zool. 46, 781–786.

- REISE, K.; 1979: Moderate predation on meiofauna by the macrobenthos on the Wadden Sea. *Helgol. wiss. Meeresunters.* 32, 453-465.
- REYES, R. C.; WALLER, U.; ROSENTHAL, H.; 1992: Respiration in *Macrobrachium rosenbergii* postlarvae at normoxic and hypoxic levels. *J. Aquacult. Trop.* 7, 117-124.
- ROGERS, S. C.; CHURCH, D. W.; WEATHERLEY, A. H.; PINCOCK, D. G.; 1984: An automated ultrasonic telemetry system for the assessment of locomotor activity in free-ranging rainbow trout, *Salmo gairdneri*, Richardson. *J. Fish Biol.* 25, 697-710.
- ROGERS, S. C.; WEATHERLEY, A. H.; 1983: The use of opercular muscle electromyograms as an indicator of the metabolic costs of fish activity in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, as determined by radiotelemetry. *J. Fish Biol.* 23, 535-547.
- ROSENTHAL, H.; 1972: Über die Geschwindigkeit der Sprungbewegung bei *Cyclops strenuus* (Copepoda). *Int. Rev. gesamten Hydrobiol.* 57, 157-167.
- ROSENTHAL, H. (address): Institut für Meereskunde, Fischereibiologie, Düsternbrooker Weg 20, D-24105 Kiel.
- RUER, P. M.; CECI, J. J. JR.; DOROSHOV, S. I.; 1987: Routine metabolism of the white sturgeon, *Acipenser transmontanus*: Effect of population density and hypoxia. *Aquaculture* 62, 45-52.
- RUMOHR, H.; 1979: Automatic camera observations on common demersal fish in the Western Baltic. *Meeresforschung* 27, 198-202.
- SACHS, L.; 1984: *Angewandte Statistik*. Springer, Berlin, 552 p.
- SCHAUER, P. S.; JOHNS, D. M.; OLNEY, C. E.; SIMPSON, K. L.; 1980: International study on *Artemia*. IX. Lipid level, energy content and fatty acid composition of the cysts and newly hatched nauplii from five geographical strains of *Artemia*. In: PERSOONE, G.; SORGELOOS, P.; ROELS, O.; JASPERS, E. (eds.) *The brine shrimp Artemia*. Vol. 3. Ecology, culturing, use in aquaculture. Universa Press, Wetteren, Belgium, 365-373.
- SCHENK, H. jr.; 1957: On the focusing of sunlight by ocean waves. *J. Opt. Soc. Am.* 47, 653-657.
- SCHLAIFER, A.; 1938: Studies in mass physiology: effect of numbers upon the oxygen consumption and locomotor activity of *Carassius auratus*. *Physiol. Zool.* 11, 408-424.
- SCHLAIFER, A.; 1939: An analysis of the effect of numbers upon the oxygen consumption of *Carassius auratus*. *Physiol. Zool.* 12, 381-392.
- SCHLAIFER, A.; 1940: The locomotor activity of *Carassius auratus* L., under various conditions of homotypic and heterotypic grouping. *Physiol. Ecol.* 21, 488-500.
- SCHMAHL, G.; 1991: The chemotherapy of monogeneans which parasite fish: A review. *Folia Parasitol.* 38, 97-106.

- SCHMIDT-MOSER, R.; WESTPHAL, D.; 1981: Predation of *Pomatoschistus microps* Krøyer and *P. minutus* Pallas (Gobiidae, Pisces) on macro- and meiofauna in the brackish fjord Schlei. Kiel. Meeresforsch. Sonderh. 5, 471-478.
- SCHMIDT-NIELSEN, K.; 1972: Locomotion: Energy cost of swimming, flying, and running. Science 177, 222-228.
- SCHRÖDER, G.; 1981: Technische Fotografie: Grundlagen und Anwendungen in Technik und Wissenschaft. Vogel-Druck, Würzburg.
- SCHUETT, F.; 1933: Studies in mass physiology: the effects of numbers upon the oxygen consumption of fishes. Ecology 14, 106-122.
- SCHUETT, F.; 1934: Studies in mass physiology: the activity of goldfishes under different conditions of aggregation. Ecology 15, 258-262.
- SCHULZE, P. C.; STRICKLER, J. R.; BERGSTRÖM, B. I.; BERMAN, M. S.; DONAGHAY, P.; GALLAGER, S.; HANEY, J. F.; HARGREAVES, B. R.; KILS, U.; PAFFENHÖFER, G.-A.; RICHMAN, S.; VANDERPLOEG, H. A.; WELSCH, W.; WETHEY, D.; YEN, J.; 1992: Video systems for in situ studies of zooplankton. Arch. Hydrobiol. Beih. 36, 1-21.
- SIH, A.; 1984: Optimal behaviour and density-dependent predation. Am. Nat. 123, 314-326.
- SMATRESK, N. J.; HERREID, C. F.; 1980: Group metabolism in swordtails, *Xiphophorus helleri*, under controlled oxygen conditions. Copeia 1980, 562-564.
- SMIT, H.; 1965: Some experiments on the oxygen consumption of goldfish (*Carassius auratus* L.) in relation to swimming speed. Can. J. Zool. 43, 623-633.
- SMIT, H.; AMELINK-KOUTSTAAL, J. M.; VIJVERBERG, J.; VAUPEL-KLEIN, J. C. von; 1971: Oxygen consumption and efficiency of swimming goldfish. Comp. Biochem. Physiol. 39A, 1-28.
- SOOFIANI, N. M.; HAWKINS, A. D.; 1982: Energetic costs at different levels of feeding in juvenile cod, *Gadus morhua* L. J. Fish Biol. 21, 577-592.
- SOOFIANI, N. M.; HAWKINS, A. D.; 1985: Field studies of energy budgets. In: TYTLER, P.; CALOW, P. (eds.) Fish energetics: new perspectives. Croom Helm, London, 283-307.
- SOOFIANI, N. M.; PRIEDE, I. G.; 1985: Aerobic metabolic scope and swimming performance in juvenile cod, *Gadus morhua* L. J. Fish Biol. 26, 127-138.
- SPOOR, W. A.; 1946: A quantitative study of the relationship between the activity and oxygen consumption of the goldfish, and its application to the measurement of respiratory metabolism in fishes. Biol. Bull. 91, 312-325.
- STACHNIK, W. J.; 1986: The simulation of marine light fields including polarization and the related visual behavior of *Mysidopsis*. Dissertation, Yale University, 374 p.
- STACHNIK, W. J.; 1988: The physical simulation of marine light fields for underwater vision research. Ocean Optics IX, Proceeding of the Society of Photo Optical Instrumentation Engineers, 415-423.

- STEFFENSEN, J. F.; 1989: Some errors in respirometry of aquatic breathers: how to avoid and correct for them. *Fish Physiol. Biochem.* 6, 49-59.
- STRICKLER, J. R.; 1970: Über das Schwimmverhalten von Cyclopoiden bei Verminderungen der Bestrahlungsstärke. *Schweiz. Z. Hydrol.* 32, 150-180.
- STRICKLER, J. R.; 1977: Observation of swimming performances of planktonic copepods. *Limnol. Oceanogr.* 22, 165-170.
- TALLMARK, B.; EVANS, S.; 1986: Substrate-related differences in antipredator behaviour of two gobiid fish species and the brown shrimp, and their adaptive value. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 29, 217-222.
- TAMURA, T.; 1957: A study of visual perception in fish, especially on resolving power and accommodation. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 22, 536-257.
- TAMURA, T.; WISBY, W. J.; 1963: The visual sense of pelagic fishes especially the visual axis and accomodation. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.* 13, 433-448.
- TARDENT, P.; 1993: *Meeresbiologie*. 2. Aufl. Thieme, Stuttgart, 305 p.
- TESCH, F.-W.; WESTERBERG, H.; KARLSSON, L.; 1991: Tracking studies on migrating silver eels in the central Baltic. *Meeresforsch.* 33, 183-196.
- THETMEYER, H.; 1989: *In-situ*- und Labormessungen der optischen Eigenschaften pelagischer Organismen und deren Bedeutung für Beutefang- und Fluchtverhalten. Diplomarbeit, math.-naturwiss. Fak. Kiel, 77 p.
- THETMEYER, H.; KILS, U.; in Vorb.: To see and not to be seen — the visibility of predator and prey in respect to feeding behaviour.
- THIEL, H.; RUMOHR, H.; 1979: Photostudio am Meeresboden. Neue Erkenntnisse für das Verhalten von Meerestieren. *Umschau* 79, 469-472.
- THORMAN, S.; WIEDERHOLM, A.-M.; 1986: Food, habitat and time niches in a coastal fish species assemblage in a brackish water bay in the Bothnian Sea, Sweden. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 95, 67-86.
- TOLKSDORF, W.; 1977: Der Einfluß von Salzgehalt und Temperatur auf Wachstum, Stoffwechsel und Lethaltemperatur der Strandgrundel *Pomatoschistus microps*. *Kiel. Meeresforsch.* 26, 15-29.
- TUCKER, V. A.; 1970: Energetic cost of locomotion in animals. *Comp. Biochem. Physiol.* 34, 841-846.
- UNESCO; 1973: *International Oceanographic Tables*, Volume II.
- UMEZAWA, S.-J.; ADACHI, S.; TANEDA, K.; 1983: Group effect on oxygen consumption of the ayu (*Plecoglossus altivelis*) in relation to growth stage. *Jpn. J. Ichthyol.* 30, 261-267.
- UMEZAWA, S.-J.; UEDA, H.; SHIBAYAMA, H.; 1981: Group effect on oxygen consumption and some observations on the habit of the goby, *Tridentiger obscurus*. *Annot. Zool. Jpn.* 54, 93-102.

- VAHL, O.; DAVENPORT, J. ; 1979: Apparent specific dynamic action of food in the fish *Blennius pholis*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 1, 109-113.
- VARÓ, I.; TAYLOR, A. C.; NAVARRO, J. C.; AMAT, F.; 1991: Effects of temperature and oxygen tension on oxygen consumption rates of nauplii of different *Artemia* strains. Mar. Ecol. Prog. Ser. 76, 25-31.
- VARÓ, I. (address): Instituto de Acuicultura de Torre de la Sal (C.S.I.C), E-12695 Ribera de Cabanes, Castellón, Spain.
- VINYARD, G. L.; 1982: Variable kinematics of Sacramento perch (*Archoplites interruptus*) capturing evasive and nonevasive prey. Can. J. Fish. aquatic. Sci. 39, 208-211.
- WALLER, U.; 1986: Der Einfluß von Alter und Umwelt auf den Stoffwechsel des Steinbutt, *Scophthalmus maximus*, und Gesichtspunkte zu seiner Aufzucht und Haltung in der Aquakultur. Dissertation, math.-naturwiss. Fak. Kiel, 125 p.
- WALLER, U.; 1989: Respiration and low oxygen tolerance of two fish species from the Arabian Sea, *Cubiceps whiteleggi* and *Coryphaena hippurus*. J. Appl. Ichthyol. 5, 141-150.
- WALLER, U.; 1992: Factors influencing routine oxygen consumption in turbot, *Scophthalmus maximus*. J. Appl. Ichthyol. 8, 62-71.
- WALLER, U. (address): Institut für Meereskunde, Fischereibiologie, Düsternbrooker Weg 20, D-24105 Kiel.
- WARDLE, C. S.; KANWISHER, J. W.; 1974: The significance of heart rate in free swimming cod, *Gadus morhua*: Some observations with ultra-sonic tags. Mar. Behav. Physiol. 2, 311-324.
- WARE, D. E.; 1975: Growth, metabolism, and optimal swimming speed of a pelagic fish. J. Fish. Res. Board Can. 32, 33-41.
- WEATHERLEY, A. H.; GILL, H. S.; 1987: The biology of fish growth. Academic Press, London, 443 p.
- WEATHERLEY, A. H.; ROGERS, S. C.; PINCOCK, D. G.; PATCH, J. R.; 1982: Oxygen consumption of active rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, derived from electromyograms obtained by radiotelemetry. J. Fish Biol. 20, 479-489.
- WEBB, P. W.; 1971a: The swimming energetics of trout. I. Thrust and power output at cruising speeds. J. Exp. Biol. 55, 489-520.
- WEBB, P. W.; 1971b: The swimming energetics of trout. II. Oxygen consumption and swimming efficiency. J. Exp. Biol. 55, 521-540.
- WEBB, P. W.; 1973: Kinematics of pectoral fin propulsion in *Cymatogaster aggregata*. J. Exp. Biol. 59, 697-710.
- WEBB, P. W.; 1974: Efficiency of pectoral fin propulsion of *Cymatogaster aggregata*. In: WU, T. Y.; BROKAW, C. J. & BRENNEN, C. (eds.) Swimming and flying in nature, vol. 2, Plenum, New York. 573-584.



- WEBB, P. W.; 1975: Hydrodynamics and energetics of fish propulsion. Bull. Fish. Res. Bd. Can. 190, 159 p.
- WEBB, P. W.; 1978: Fast start performance and body form in seven species of teleost fish. J. Exp. Biol. 74, 211-226.
- WEBB, P. W.; 1984: Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. Am. Zool. 24, 107-120.
- WEBB, P. W.; 1991: Composition and mechanics of routine swimming of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48, 583-590.
- WEIHS, D.; 1973: The mechanism of rapid starting of slender fish. Biorheology 10, 343-350.
- WEIS-FOGH, T.; 1972: Energetics of hovering flight in hummingbirds and in *Drosophila*. J. Exp. Biol. 56, 79-104.
- WEIS-FOGH, T.; 1973: Quick estimates of flight fitness in hovering animals, including novel mechanisms for lift production. J. Exp. Biol. 59, 169-230.
- WEISS, R. F.; 1970: The solubility of nitrogen, oxygen and argon in water and seawater. Deep Sea Res. 17, 721-735.
- WESTERNHAGEN, H., ROSENTHAL H.; 1979: Laboratory and *in-situ* studies on larval development and swimming performance of Pacific herring *Clupea harengus pallasii*. Helgol. wiss. Meeresunters. 32, 539-549.
- WESTIN, L.; ANEER, G.; 1987: Locomotor activity patterns of nineteen fish and five crustacean species from the Baltic Sea. Env. Biol. Fish. 20, 49-65.
- WHEELER, A.; 1978: Key to the fishes of Northern Europe. Frederick Warne, London, 380 p.
- WIEDERHOLM, A.-M.; 1987: Habitat selection and interactions between three marine fish species (Gobiidae). Oikos 48, 28-32.
- WIESER, W.; 1985: Developmental and metabolic constraints of the scope for activity in young rainbow trout (*Salmo gairdneri*). J. Exp. Biol. 118, 133-142.
- WIESER, W.; 1989: Energy allocation by addition and by compensation: an old principle revisited. In: WIESER, W.; GNAIGER, E. (eds.) Energy transformation in cells and organisms. Thieme, Stuttgart, 98-105.
- WILKINS, H. K. A.; MYERS, A. A.; 1992: Microhabitat utilisation by an assemblage of temperate Gobiidae (Pisces: Teleostei). Mar. Ecol. Prog. Ser. 90, 103-112.
- WINBERG, G. G.; 1956: Rate of metabolism and food requirements of fishes. Nauchn. Tr. B. SSR. Gos. Univ. V. I. Lenina, Minsk. 253 p. (Transl. from Russian by Fish. Res. Board Can. (transl. ser.) 194, 1960, 202 p.).
- WIRTZ, P.; DAVENPORT, J.; 1976: Increased oxygen consumption in blennies (*Blennius pholis* L.) exposed to their mirror images. J. Fish Biol. 1976, 67-74.

- WOHLSCHLAG, D. E.; JULIANO, R. E.; 1959: Seasonal changes in bluegill metabolism. *Limnol. Oceanogr.* 4, 195-209.
- WOODHEAD, P. M. J.; 1966: The behaviour of fish in relation to light in the sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 4, 337-403.
- YANCEY, P. H.; LAWRENCE-BERREY, R.; DOUGLAS, M. D.; 1989: Adaptations in mesopelagic fishes. I. Buoyant glycosaminoglycan layers in species without diel vertical migrations. *Mar. Biol.* 103, 453-459.
- YOUNG, A. H.; TYTLER, P.; HOLLIDAY, F. G. T.; MacFARLANE, A.; 1972: A small sonic tag for measurement of locomotor behaviour in fish. *J. Fish Biol.* 4, 57-65.
- ZANDER, C. D.; 1970: Unterordnung Grundelartige. In: GRZIMEK, B.; LADIGES, W. (eds.) *Grzimeks Tierleben V.* Kindler Verlag, Zürich, 178-188.
- ZANDER, C. D.; 1979: On the biology and food of small-sized fish from the North and Baltic Sea areas. II Investigation of a shallow stony Ground off Møn, Denmark. *Ophelia* 18, 179-190.
- ZANDER, C. D.; 1988: Zur Bedeutung von Kleinfischen in Ökosystemen der Ostsee. *Seevögel* 9, 51-55.
- ZANDER, C. D.; 1991: Die biologische Bedeutung der Lebensgemeinschaft „Miesmuschelgürtel“ in der Ostsee. *Seevögel* 12, 127-131.
- ZANDER, C. D.; HAGEMANN T.; 1987: Predation impact and ecological efficiency of *Pomatoschistus* spp. (Gobiidae, Pisces) from a clay/sand ecotone of the western Baltic Sea. *Zool. Anz.* 281, 33-48.
- ZANDER, C. D.; HARTWIG, E.; 1982: On the biology and food of small-sized fish from North and Baltic Sea areas. IV. Investigations on an eulittoral mud flat at Sylt Island. *Helgol. Meeresunters.* 35, 47-63.
- ZANDER, C. D.; WESTPHAL, D.; 1991: Kleinfischparasiten der Ostseeförde Schlei und ihre Einbindung in die Nahrungskette. *Seevögel* 12, 4-8.